

DT 57

RIJKSUNIVERSITEIT te GENT
FACULTEIT DER LANDBOUWWETENSCHAPPEN
ACADEMIEJAAR 1969-1970

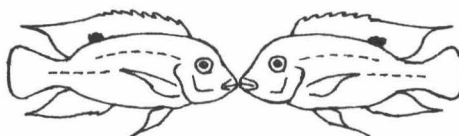
**Bijdrage tot een systematische en
bibliografische monografie van het
genus *Tilapia* (Pisces, Cichlidae).**

door

Dirk F.E. THYS VAN DEN AUDENAERDE

**Thesis voorgedragen tot het bekomen van de
graad van Doctor in de Landbouwwetenschappen**

Promotor: Prof. Dr. A. GILLARD



GENT Rijksuniversiteit
Faculteit Landbouwwetenschappen
Centrale Bibliotheek

Subgenus <u>Heterotilapia</u> REGAN, 1920112
<u>Tilapia buttikoferi</u> (HUBRECHT, 1883)113
<u>Tilapia cessiana</u> THYS, 1968.115
Subgenus <u>Coptodon</u> GERVAIS, 1853.116
<u>Tilapia zillii</u> (GERVAIS, 1848)118
<u>Tilapia guineensis</u> (BLEEKER, 1862)126
<u>Tilapia</u> sp. SPE132
<u>Tilapia walteri</u> THYS, 1968135
<u>Tilapia cameronensis</u> HOLLY, 1927137
<u>Tilapia nyongana</u> sp.nov. aut nom.nov.138
<u>Tilapia congica</u> POLL & THYS nov.comb.141
<u>Tilapia rendalli</u> (BOULENGER, 1896)143
<u>Tilapia discolor</u> (GUNTHER, 1902)151
<u>Tilapia kottae</u> LONNBERG, 1904.154
<u>Tilapia deckerti</u> THYS, 1967.156
<u>Tilapia</u> sp. CRO156
<u>Tilapia tholloni</u> (SAUVAGE, 1884)157
<u>Tilapia margaritacea</u> BOULENGER, 1916161
<u>Tilapia louka</u> sp.nov.163
Subgenus <u>Dagetia</u> subgen.nov.163
<u>Tilapia rheophila</u> DAGET, 1962.163
De groep <u>Sarotherodon</u> sensu lato.164
Subgenus <u>Danakilia</u> subgen.nov.166
<u>Tilapia franchettii</u> VINCIGUERRA, 1932.167
Subgenus <u>Neotilapia</u> REGAN, 1920.169
<u>Tilapia tanganicae</u> (GUNTHER, 1893)170
<u>Tilapia karomo</u> POLL, 1948.172
Subgenus <u>Alcolapia</u> subgen.nov.173
<u>Tilapia grahami</u> BOULENGER, 1912.174
<u>Tilapia alcalica</u> HILGENDORF, 1905.177
<u>Tilapia amphimelas</u> HILGENDORF, 1905.179
Subgenus <u>Nyasalapia</u> subgen.nov.181
Subgenus <u>Loruwiala</u> subgen.nov.183
<u>Tilapia variabilis</u> BOULENGER, 1906185
<u>Tilapia upembae</u> THYS, 1964 nov.comb.186
<u>Tilapia rukwaensis</u> HILGENDORF & PAPPENHEIM, 1903 .188	
<u>Tilapia macrochir</u> BOULENGER, 1912.189
<u>Tilapia salinicola</u> POLL, 1948.192
<u>Tilapia angolensis</u> TREWAVAS (in voorbereiding). .194	
<u>Tilapia lepidura</u> BOULENGER, 1899196
<u>Tilapia schwebischi</u> (SAUVAGE, 1884).197
De <u>Oreochromis</u> -groep of subgenus sensu lato199
De groep <u>Tilapia nilotica</u> en verwante soorten . . .205	
<u>Tilapia aurea</u> (STEINDACHNER, 1864)206
<u>Tilapia leucosticta</u> TREWAVAS, 1933210
<u>Tilapia esculenta</u> GRAHAM, 1928213
<u>Tilapia nilotica</u> HASSELUQUIST, 1757214
Subgenus <u>Sarotherodon</u> RUPPELL, 1852 sensu restricto.224	
Het <u>Tilapia melanotheron</u> -complex.226
<u>Tilapia heudelotii</u> DUMERIL, 1859226
<u>Tilapia melanotheron</u> RUPPELL, 1852227
<u>Tilapia nigripinnis</u> GUICHENOT, 1859.228
<u>Tilapia lohbergeri</u> TREWAVAS, 1962.236
<u>Tilapia linnellii</u> LONNBERG, 1903238
<u>Tilapia mvogoi</u> THYS, 1965.240
<u>Tilapia galilaea</u> (ARTEDI, 1757).241

<u>Tilapia occidentalis</u> DAGET, 1962251
<u>Tilapia sanagaensis</u> THYS, 1966253
<u>Tilapia steinbachi</u> TREWAVAS, 1962.255
<u>Tilapia tournieri</u> DAGET, 1965.257
<u>Tilapia</u> LIB258
<u>Tilapia caudomarginata</u> BOULENGER, 1916260

Bijlagen.

Bijlage I: "Soortbeschrijvingen en Stuklijsten" (186 blz.)

Bijlage II: "An Annotated Bibliography of Tilapia
(Pisces, Cichlidae)"
reeds verschenen in de reeks
Publ.Kon.M.M.A., Tervuren, Zool.Doc., nr 14, 1968
XLIII + 406 blz.

Bijlage III: "Illustraties" (61 figs. + 15 kaarten).

Onze vroegere publikaties over de systematiek van de Tilapia zijn eveneens hierbij gevoegd als bijlagen. Het betreft de publikaties vermeld onder nrs 1395-1398, 1400 en 1402-1407 in de "Annotated Bibliography".

Ook werden hierbij enkele overdrukken gevoegd van twee publikaties met Prof.POLL als co-auteur, en in de "Annotated Bibliography" vermeld onder nrs 1219 en 1220.

1. Dankwoord.

Bij het voorleggen van deze doktoraatsverhandeling is het ons een aangename plicht een woord van dank te richten tot alle personen en instellingen welke direkt of indirekt de verwezenlijking van deze studie hebben mogelijk gemaakt en welke wij daarom hierna afzonderlijk wensen te vernoemen.

Onze basis-vorming inzake dierkunde, hydrobiologie en vis-teelt kregen wij tijdens onze studies van Landbouwkundig Ingenieur (1951-1956) aan de Rijkslandbouwhogeschool te Gent van de Professoren J.VAN DEN BRANDE en A.GILLARD. Een verdere specialiserende vorming inzake ichthyologie en zoologische systematiek kregen wij tijdens onze studies van Licentiaat in de Dierkunde aan de Vrije Universiteit te Brussel (1957-59) van Professor M.POLL.

Tussen 1951 tot 1955 kende de Universitaire Stichting ons telkens jaarlijkse studiebeurzen toe, welke onze studies voor Landbouwkundig Ingenieur mogelijk maakten. In 1963 kende de Universitaire Stichting ons een reisbeurs toe, waardoor verscheidene bezoeken aan buitenlandse natuurhistorische musea mogelijk gemaakt of vergemakkelijkt werden.

Het Nationaal Instituut voor de Landbouwstudie in Belgisch Kongo (NILKO) kende ons in 1954 een reisbeurs toe welke ons toeliet een eerste maal in Kongo met de afrikaanse visteelt realiteit kontakt te nemen. In 1957-1959 kende het NILKO ons een specialisatiebeurs toe, welke het ons mogelijk maakte verdere studies in de dierkunde te ondernemen, en een eerste Studie-bezoek te brengen aan de Natuurhistorische Musea te Londen en Parijs.

De F.A.O. (Food and Agricultural Organization of the United Nations, Roma) kende ons in 1964 een André Mayer opzoekingsbeurs toe, om het inzamel- en observatiewerk te velde in Afrika mogelijk te maken. De goede diensten van Mr.W.DILL, Mrs.C.HEMSTED en vooral van Dr.W.BECKMAN waren daarbij van zeer groot belang.

De "Dienst voor Ontwikkelings Samenwerking" (DOS, Brussel) verleende ons in 1965 een beurs om de reiskosten naar en van West Afrika te dekken bij onze 1966-expeditie.

Onze kollega's uit binnen- en buitenlandse natuurhistorische musea en wetenschappelijke instellingen hebben ons steeds uiterst vriendelijk geholpen, zowel bij onze eerder kortstondige bezoeken als bij het uitlenen van specimen. De volledige lijst van kollega's welke ons aldus behulpzaam waren zou jammer genoeg te lang uitvallen, doch wij vermelden toch gaarne in het bijzonder de vriendelijke hulp van E.TREWAVAS en H.GREENWOOD (London) K.DECKERT (BERLIN) , W.LADIGES (Hamburg), M.BLANC en J.DAGET (Paris) en E.TORTONESE (Genova).

Zowel in Afrika als in Europa konden wij steeds rekenen op de hulp en de diensten van het C.T.F.T. (Centre Technique Forestier Tropical, Nogent s. Marne). Wij danken daarvoor dhr. J.LEMASSON en J.BARD (Paris), C.REIZER (Senegal) en J.LESSENT (Côte d'Ivoire).

Het is ons onmogelijk hier alle personen te vermelden welke ons in Afrika, tijdens onze verschillende veld-expedities hebben geholpen, doch in afzonderlijke publikaties werden reeds meerdere personen met name vermeld. Toch houden wij er aan hier nogmaals een dankwoord te richten tot het personeel van de Belgische Ambassades en Consulaten en van de Delegaties der Verenigde Naties in de verschillende afrikaanse landen waar wij aan Tilapia-veldwerk deden, en tot alle andere personen welke ons te velde behulpzaam waren.

Het grootste gedeelte van deze studie werd uitgevoerd in het kader van onze wetenschappelijke funktie als assistent (sinds 1962) bij het Koninklijk Museum voor Midden Afrika te Tervuren.

De Directeur van het Museum, Prof.L.CAHEN, en het hoofd van de afdeling Vertebrata, Professor M.POLL, hebben ons daarbij steeds de grootste vrijheid gelaten, en bovendien een maximum aan hulp en aanmoediging geschonken. De nodige kredieten voor onze expeditie naar Kameroen en Gabon en voor meerdere buitenlandse reizen werden ons bovendien door of via het Museum ter beschikking gesteld. Amanuenses A.OPDENBOSCH en R. VAN DER VEKEN hielpen bij het tijdrovende en saaie werk van het inschrijven en etiketteren van veel Tilapia-specimens. Amanuensis P.RIGAUX en mijn echtgenote waren beiden behulpzaam bij het nauwkeurig opmeten van grote reeksen Tilapia-exemplaren.

De mooie tekeningen van de Tilapia-specimens zijn van de hand van Mevr. MERTENS, welke daarbij al haar talent gebruikte. Dhr. MICLOTTE en BEYENS behartigde de technische kant van onze publikaties verschenen in de reeksen van het Museum. Dr. H. SCHOUTEDEN zorgde steeds voor een vlugge en uitstekende publikatie van onze artikelen in zijn "Revue de Zoologie et de Botanique Africaine". Het manuscript van de "Annotated Bibliography" werd getypt door Mevr. F. DE ROO; alle andere manuscripten werden getypt door mijn echtgenote.

Aan alle vernoemde personen en instellingen betuigen wij hier onze oprechte dank.

Promotor Professor A. GILLARD die ons destijds de eerste begrippen van systematiek en taxonomie bijbracht, heeft onze verdere research-arbeid steeds met belangstelling en met begrip gevolgd; hij heeft ons steeds aangemoedigd bij de planning en de uitwerking van dit omvangrijk onderzoek, doch liet ons daarbij een grote vrijheid van initiatief. Zijn terloopse vingerwijzigingen of korrekties getuigden echter voor zijn onverminderde aandacht en doorzicht. Voor zijn aangename leiding en voor zijn begrip voor ons werk en voor de bijzondere moeilijkheden bij dit onderzoek, zijn wij hem ten zeerste erkentelijk.

2. Inleiding en Doelstelling.

De vissoorten van het genus Tilapia (Fam. Cichlidae) vormen in Afrika en Klein-Azië, waarschijnlijk van oudsher een belangrijk element voor de voeding van de mens. Zo vinden we Tilapia nilotica, tesamen met de andere thans nog voor de visserij belangrijke Nijlvissen, reeds afgebeeld op oud-egyptische tekeningen en bas-reliëfs, en uit een afbeelding daterend van ± 2.500 j. v.C. blijkt zelfs dat de oude Egyptenaren deze soort in vijvers zouden bewaard of gekweekt hebben (HICKLING, 1958). De Tilapia galilaea vormde waarschijnlijk een belangrijk deel van de in de bijbel verhaalde wonderbare visvangst op het Genesareth-meer (Jórdaan-bekken), althans volgens lokale overlevering (cfr HASSELQUIST, 1757; LINNAEUS, 1758). In Palestina wordt deze soort heden nog steeds St Petrus-vis genoemd en maakt er 20-50 % uit van de visvangst op het Tiberias-meer. Gelijkaardige gegevens ontbreken natuurlijk voor zwart Afrika. Tilapia-wervels en vandoornen werden echter gevonden samen met fossiele haard-resten uit het "Later Stone Age" nabij het Eyasi-meer, en de Tilapia-vissen dienden dus duidelijk als voedsel voor de voorhistorische afrikaanse mens. Voor recente tijden dient aangestipt dat door de eerste ontdekkingsreizigers aan alle grote meren en stromen meestal een beperkte visserij-aktiviteit werd vastgesteld, veelal met behulp van fuiken. Deze primitieve visserij was meestal gesteund op Tilapia (en Clarias) daar deze vissoorten in moerassen en oevergebieden veelvuldig voorkomen en bovendien makkelijk met fuiken te vangen zijn.

Niettegenstaande de Tilapia dus sinds enkele duizenden jaren een economisch belangrijke rol vervulden in Afrika, dient vastgesteld dat deze vissen tot na de eerste wereldoorlog bij de Europeanen slechts een eerder matige en bijna uitsluitend zoölogisch wetenschappelijke belangstelling konden opwekken. De literatuur over Tilapia blijft dan ook beperkt tot omstreeks 1920 tot de beschrijvingen der soorten, het vermelden van het muilbroeden als eigenaardige broedzorg bij sommige soorten, en enkele discussies omtrent evolutie en soortvorming binnen het genus.

Na 1920, en zeker reeds in 1924, begonnen enkele farmers in Kenya en Uganda echter op eigen initiatief aldaar met visteelt, zij het op zeer beperkte schaal, en hierbij werden waarschijnlijk op empirische wijze Tilapia-soorten benut. Officiële diensten en privaat-personen begonnen enkele jaren later (na 1925, zeker in 1926) in dezelfde landen eveneens met het bepoten van de vele hooggelegen visloze meren met Tilapia-pootvisjes. Omstreeks dezelfde periode begonnen ook in het voormalige Belgisch Kongo de eerste visteelt-proefnemingen nabij Stanleystad (archieffoto K.M.M.A., Tervuren, 1924), en enkele planters uit Uele-Ituri trokken enkele jaren later (na 1925) op eigen initiatief naar Uganda om er pootvisjes te halen om in hun visvijvers uit te zetten (pers. meded. Mr. MEEUssen).

De kongolese eerste visteeltproeven kenden echter blijkbaar geen succes en bleven ook zonder verder gevolg. In de Oost-Afrikaanse gebieden begon de Tilapia-teelt echter uiterst langzaam aan zijn opgang, doch werd er nog vele jaren verdrongen door de forel-bepotingen in de hoogland-rivieren. De Tilapia-visserijen in de meren kenden iets voor en na 1920 echter een plotse grote ontwikkeling, en reeds vanaf 1920 stelde men in het Victoria-meer de eerste symptomen van overfishing vast (DOBBS, 1929). Het britse Colonial Office zond na 1925 dan ook verscheidene visserij-technische en wetenschappelijke zendingen ter plaatse om deze nieuwe problemen te bestuderen. Zo bestudeerde M. GRAHAM het Victoria-meer in 1927-28, M. WORTHINGTON het Albert- en Kioga-meer in 1929 en het Rudolf-meer in 1930-31, en M. RICARDO het Bangwelu- en Rukwa-meer in 1938-39. Ook in de voormalige Belgische gebieden werden nog voor de tweede wereldoorlog de eerste gelijkaardige, zij het schuchtere, studies ondernomen, o.a. de zending H. DADAS naar het Edward-meer en de ruandese meren (1935-37). Stippen we verder ook aan dat omstreeks 1935-36 de ruandese meren met Tilapia bepoot werden, doch dit gebeurde door een eerder toevallig en misschien ongewild privaat initiatief (pers. meded. A. LESTRADE).

Tijdens de tweede wereldoorlog, en vooral door de grote arbeidsinspanning ermede gepaard, stelde zich in gans Afrika plots het nijpend probleem van het eiwit-tekort in de voeding

van de afrikanen. Naast jacht en veeteelt bleken visserij en visteelt bij de geschikste methodes om hieraan te verhelpen. Tijdens deze periode 1940-45 kent de Tilapia-teelt (visteelt) dan ook een drukke ontwikkeling in het voormalig Belgisch Kongo, vooral na 1943 in Katanga, doch meestal echter op empirische wijze. Om hieraan te verhelpen en om aan de centraal-afrikaanse visteelt een technisch-wetenschappelijke basis te geven, werd in Kongo in 1945 de Mission Piscicole du Katanga opgericht, later ongevormd tot Mission Piscicole du Congo. Tevens startte het N.I.L.K.O. met een afdeling voor visteelt en hydrobiologisch onderzoek. In Oost-Afrika werd iets later de East African Fisheries Research Organisation opgericht, echter vooral voor visserij-onderzoek. Slechts na 1949 komt ook in Kameroen, en na 1951 ook in de britse gebieden en in Congo-Brazzaville een zeker visteelt-onderzoek en visteelt-propaganda tot stand. Een dergelijk onderzoek bestond echter reeds veel eerder in Zuid-Afrika, doch was er meer op ingevoerde vissoorten (karper, black-bass) afgestemd.

Volledig onafhankelijk van deze centraal-afrikaanse Tilapia-teelt, ontstond in Zuid-Oost-Azië de teelt van de Tilapia mossambica. Ontdekt bij toeval op Java in 1939, waarschijnlijk na een aquarium-import, kende de teelt van deze soort een zeer vlugge ontwikkeling in Indonesië tijdens de tweede wereldoorlog, en verspreidde zich vlug over gans Zuid-Oost-Azië. Later werd de T. mossambica zelfs ingevoerd in bijna gans Oceanië, en meer recent ook in Midden-Amerika (ATZ, 1954; CHIMITZ, 1957), zodat deze soort thans waarschijnlijk de meest gekweekte Tilapia-soort is, en wiens teelt dan ook druk bestudeerd wordt.

De zeer bemoedigende - echter in de eerste euphorie ook erg overschreeuwde - resultaten bekomen bij de Tilapia-teelt in Katanga (DE BONT, 1949 et post.) waren de voornaamste oorzaak voor de zeer vlugge verspreiding van de katangese soorten T. macrochir en T. rendalli (onder de naam T. melanopleura) over gans Afrika, en na 1955 zelfs naar Zuid-Amerika en Tailand. Al vlug evenwel werd vastgesteld dat deze ingevoerde Tilapia-pootvisjes niet overal in Kongo en Afrika of daarbuiten even goede resultaten gaven als in Opper-Katanga. Vertraagde groei, verminderd rendement, overbevolking en nanisme waren de voor-

naamste vastgestelde gebreken. Het binnendringen in andere afrikaanse gebieden van lokale Tilapia-soorten in de teeltvijvers leidde vaak tot verrassende resultaten en soortverwarringen bij het oogsten van de vissen. Vele vergissingen bij de determinatie van de gekweekte - of in de vijvers gevonden - Tilapia-soorten gaven bovendien aanleiding tot een zeer konfuse en moeilijk te benutten vakliteratuur vol tegenstrijdigheden.

Ook de teelt van de Tilapia mossambica in Zuid-Oost Azië had met gelijkaardige moeilijkheden te kampen. Oorspronkelijk was deze soort op Java zelfs als Tilapia zillii of Tilapia nilotica gedetermineerd, maar dit kon gelukkig vrij vlug worden verbeterd. Doch later bij de invoer van nieuwe stammen T.mossambica uit Afrika, stelde men vast dat sommige vormen vruchtbare kruisingen, andere echter een steriele of afwijkende F1-generatie gaven.

Reeds op de Conférence Piscicole Anglo-Belge gehouden te Elisabethstad in 1949 werd dan ook, omwille van al de eerder uiteengezette moeilijkheden aanbevolen het visteelt- en hydrobiologisch onderzoek niet meer te centraliseren, maar eerder per natuurlijke streek uit te voeren.

Later, op het eerste Afrikaanse Symposium voor Visteelt en Hydrobiologie te Entebbe in 1952 (C.S.A.1954) werd zelfs aangedrongen (Conclusion 3) geen vissoorten meer te vervoeren tussen twee natuurlijke streken "until the systematics and ecology in natural habitats...were better known".

Daar een nieuwe en moderne systematische studie van de Tilapia echter uitbleef, werd de noodzaak hiervan nogmaals duidelijk uitgedrukt in de eerste aanbeveling van het 2de Afrikaanse Symposium voor Visteelt en Hydrobiologie te Brazzaville in 1956 onder volgende woorden:

"Le Symposium constate qu'une certaine confusion existe dans l'identification de plusieurs espèces économiquement importantes. Il SOULIGNE tout spécialement le besoin d'une étude systématique des genres Clarias, Serranochromis et Tilapia, fondée sur des critères tant écologiques que taxonomiques."

Ook Prof.M.HUET in zijn "Dix années de pisciculture au Congo belge"(1957), onderstreepte de noodzaak van een syste-

matistische studie van de Tilapia in volgende woorden:

"Le genre Tilapia est en effet constitué d'une multitude de formes. La systématique complète de ce genre de poissons africains devrait être revue, afin de mettre au point la classification, la distribution géographique et la biologie des nombreuses espèces, races et variétés qu'il comporte. Ce problème, soulevé au récent Symposium d'Hydrobiologie de Brazzaville, dépasse le cadre du Congo belge et il est souhaitable qu'une entente internationale entre les pays intéressés de l'Afrique pour désigner un spécialiste qui pourrait étudier et résoudre ce problème en Afrique même par des études et des observations faites dans les milieux habités par les Tilapia."

Bij het 3e Afrikaanse Colloquium voor Hydrobiologie en Zoetwatervisserij te Lusaka in 1960, diende men echter nogmaals een gelijkaardige aanbeveling (Recommendation 7; C.S.A., 1961) te herhalen, daar nog steeds geen systematische studie van de Tilapia was verwezenlijkt of gepubliceerd. De tekst van deze aanbeveling omschrijft de redenen als volgt:

"En raison du fait que la taxonomie des poissons d'eau douce africains est loin d'avoir atteint le point où les sous-espèces, les variétés géographiques et autres importantes distinctions taxonomiques peuvent être facilement reconnues, et en raison de l'importance croissante des ces distinctions en pisciculture, en particulier pour le genre Tilapia et spécialement à cause du développement de l'hybridation et de l'élevage sélectif de celui-ci, le Colloque RECOMMANDE qu'une étude taxonomique complète et exhaustive de ce genre soit faite dès que possible. Il SUGGERE en conséquence que le Secrétariat général étudie la possibilité de demander à un spécialiste de ce genre d'entreprendre ce travail qui devrait faire l'objet d'un projet conjoint, conformément à la procédure suivie dans d'autres cas."

Het bleef echter nogmaals bij suggesties en ook op het recente F.A.O.-Symposium te Rome in 1966 (Symposium voor Warmwater Visteelt) werden nogmaals gelijkaardige aanbevelingen geuit.

Dat de juiste determinatie van de Tilapia-soorten zoveel moeilijkheden en vergissingen kon opleveren, kan slechts weinig verwondering baren als men bedenkt dat het enige basiswerk hiervoor beschikbaar, zelfs nu nog steeds, een studie is van G.A. BOULENGER, daterend van 1915. In zijn "Catalogue..." brengt deze auteur een overzicht met sleutel van 94 als Tilapia vermelde soorten. Volgens de huidige opvattingen inzake de systematiek van de afrikaanse Cichlidae, behoren evenwel slechts 42 van deze soorten tot het genus Tilapia, en de overige soorten worden thans bij 11 verschillende genera ingedeeld. Bij de 42 echte Tilapia zijn er 16 namen als geldige soort vermeld, maar die thans als synoniemen worden beschouwd, zodat slechts 26 van de ongeveer 80 thans erkende soorten in BOULENGER's kataloog zijn beschreven. Evenwel zijn 10 thans als geldige erkende soortnamen bij verscheidene soorten als synoniem bijgevoegd. Vermelden we verder nog dat specimens van 5 goede soorten onherkend in de stuklijsten voorkomen, en dat 2 Tilapia-soorten bij andere genera worden gerangschikt. Tenslotte weze ook aangestipt dat de determinatie-sleutel van BOULENGER eerder moeilijk te gebruiken is, op moeilijke of onbruikbare maten of verhoudingen steunt, en deze wel zeer onvolmaakte sleutel is, samen met de voorbij getreefde klassifikatie, zeker de oorzaak geweest van vele vergissingen bij de determinatie.

Het kan eveneens enige verwondering baren dat, niettegenstaande de herhaalde resoluties en aanbevelingen van internationale instanties tot nu toe een moderne systematische studie van de Tilapia achterwege bleef. De voornaamste redenen hiervoor lijken ons, naar onze persoonlijke mening, te zoeken bij het omvangrijke van het onderwerp (ongeveer 80 soorten, bijna 150 soortnamen beschreven, pan-afrikaanse verspreiding van het genus), in de moeilijke methodiek (kombinatie van museum-studies en aquarium- en natuur-observaties), die voortvloeit uit de zwakke morfologische soort-kenmerken (vooral paakleuren) van de Tilapia, bij de administratieve en financiële verwikkelingen die een veld-onderzoek in verscheidene afrikaanse landen meebrengt, en bij het zeer langdurige en qua resultaten lange tijd onzekere onderzoek. Deze speciale problematiek van modern systematisch onderzoek is de meeste

taxonomisten en zoölogen zeer goed bekend, doch wordt soms minder goed begrepen door practici en officiële diensten. T. MONOD (1945) in zijn inaugurale les bij het "Laboratoire des Pêches coloniales" geeft verder een omschrijving van de problemen hieromtrent:

"Cet inventaire méthodique des faunes et des flores exotiques, ce travail qu'il faut accomplir, malgré l'indifférence ou l'hostilité des amateurs pressés de résultats mesurables ou d'immédiate "rentabilité" comme l'on dit, il doit être conduit partout, et pour tous les groupes, suivant les méthodes d'une systématique rajeunie sachant faire leur place, leur large place aux acquisitions modernes sur le problème de la spéciation et les facteurs variés, géographiques, écologiques, génétiques de celle-ci, comme aux incidences légitimes qu'aura, jusque sur la nomenclature, avec l'introduction de la notion de "cline" (nous dirions peut-être plus volontiers "gradient" en français), cette systématique nouvelle.

Il faudra naturellement accumuler sans relâche des collections aussi importantes que possible, base nécessaire de l'édifice, mais il ne suffira plus désormais de spécimens vaguement étiquetés "Sénégal", "Madagascar" ou "Tonkin"; il faudra connaître la biologie détaillée des espèces, l'étendue et le sens de leur variation, leurs rapports avec le milieu, l'importance et les fluctuations des populations, l'étendue et les caractères de leur biologie, c'est-à-dire échapper enfin à ce qu'avait de largement artificielle une taxonomie s'attachant trop exclusivement à l'individu, détaché par accident d'un ensemble qui commande, en fait, son comportement et, surtout, sa morphologie même."

Het onderscheid tussen de oude museum-systematiek, gesteund op slechts enkele exemplaren, en de moderne systematiek gesteund op reeksen en natuur-observaties, wordt in deze passage vooral goed onderlijnd. En het gebrek aan reeksen en natuur-observaties is trouwens de voornaamste en onvermijdelijke wetenschappelijke tekortkoming die men bij BOULENGER's sleutel en klassifikatie kan aanwijzen.

De mogelijkheid zelf een biometrische studie tot ophelde-

ring van de Tilapia-systematiek uit te voeren, werd ons voor het eerst gesuggereerd door Prof.M.POLL in de loop van 1955, en daar wij ons in 1954 (aug.-okt.) in Kongo zelf van de vis-teelt-problemen hadden kunnen vergewissen, werd dan ook op deze suggestie ingegaan. Aldus werd in de nazomer van 1955 door ons een biometrische studie aangevat van de in het Tervuren-Museum bewaarde kongolese Tilapia, en de voornaamste resultaten hiervan vormden de basis van ons einde-studiewerk voor het verkrijgen van het diploma van Landbouwkundig Ingenieur (Waters en Bossen) aan de Rijkslandbouwhogeschool te Gent in 1956. Onze voorlopige resultaten werden nadien verder uitgebreid door het onderzoek van de kongolese en para-kongolese Tilapia-verzamelingen in de Natuurhistorische Musea te Brussel, Parijs en Londen (1959). Tijdens een (eerder ingekort) verblijf in Katanga (1959-60) konden wij er de lokale en ingevoerde soorten verder bestuderen. Na 1960 kregen wij nogmaals de gelegenheid het reeds eerder bestudeerde materiaal te Londen en Parijs verder te onderzoeken. Alle nieuwe gegevens, inbegrepen de recente literatuurgegevens, te samen met de zoögeografische verwerking van de morfologische resultaten, werden daarna tesamen gebracht en einde 1962 voor publikatie ingediend (cfr THYS, 1963-64).

Een overzicht-studie van de literatuur over Tilapia en een vlug onderzoek van het buiten-kongolees Tilapia-materiaal in de musea te Londen en Parijs hadden ons tevens toegelaten daarbij de eerste voorlopige basis te leggen van een Tilapia-onderzoek op pan-afrikaanse schaal, en een check-list van de als geldig erkende soorten werd als inleiding hiertoe gepubliceerd in 1963. Een programma van gekombineerd museum- en veldonderzoek werd voorgenomen. Hierbij dienden de Tilapia-verzamelingen van de meeste europese musea om beurten onderzocht te worden, en de ontbrekende verzamelingen of veldkenmerken zouden tijdens expedities in Afrika worden aangevuld. Wij ondernamen tijdens de periode 1963-1968 dan ook verscheidene rondreizen in Europa en expedities in Afrika, waarover meer inlichtingen bij de verdere beschrijving van het verloop en de techniek van ons onderzoek.

Na de studie van de kongolese Tilapia ging onze belangstelling eerst uit naar Kameroen en Gabon, landen die geogra-

fisch, botanisch en faunistisch het direkte verlengstuk vormen van het kongolese evenaarsgebied. Een reeds eerder vlug onderzoek van de Tilapia-verzamelingen in de musea te Londen en Parijs, had echter aangetoond dat er absoluut onvoldoende materiaal uit deze streken voorhanden was om "in et ex laboratoria" de systematiek van de Tilapia uit deze gebieden te kunnen ophelderen. Met behulp van kredieten ons door het Tervuren-Museum ter beschikking gesteld, werd daarom een expeditie ondernomen naar Kameroen, Gabon en Rio Muni (sept.-dec. 1964; zie THYS, 1965) met het doel de nodige specimen te verzamelen voor biometrische studies en tevens de nodige waarnemingen over veldkenmerken en kleuren te noteren. Na het biometrisch onderzoek in Tervuren van het door ons ingezamelde materiaal, en na studie eveneens van het materiaal voorhanden in Italiaanse, Zwitserse en Duitse musea, werden onze gegevens voor Kameroen-Gabon gepubliceerd in de loop van 1966.

Ondertussen was echter, dank zij een F.A.O.-beurs A. Mayer ons toegekend einde 1964, de nodige financiële basis gelegd voor een grootscheepse werkelijk pan-afrikaanse Tilapia-studie. In het kader van dit beurs-onderzoek ondernamen wij in 1966 (jan.-nov.) een expeditie van Senegal tot Kameroen, waarbij ongeveer 2.500 wilde Tilapia werden ingezameld, en vele kenmerken konden genoteerd. In het kader van ons museum-programma werden in de loop van 1967 eveneens de Tilapia-verzamelingen uit de skandinavische en noord-Duitse musea onderzocht, waarna in 1968 nogmaals de kollekties te Londen en te Parijs werden bestudeerd, ditmaal speciaal voor de west-afrikaanse Tilapia.

Op deze wijze beschikken wij thans over goede verzamelingen en veld-notities voor gans Midden- en West-Afrika, aangevuld met gegevens afkomstig van museum-kollekties. Het was onze bedoeling in de loop van 1968 of 1969 ook Angola en nadien Oost-Afrika te bezoeken, om aldaar gelijkaardig inzamel en veldwerk te verrichten. Met de studie van de museum-kollekties uit deze gebieden was reeds een aanvang gemaakt. Tijdens de winter 1965-66 bezocht Dr. TREWAVAS, ichthyoloog bij het British Museum (Natural History) en bekend specialist van de Cichlidae, echter Kenya, Uganda en Tanzania, en slaagde

er in, dank zij veldwerk, een bevredigende systematiek uit te werken voor de oost-afrikaanse Tilapia. De voorlopige resultaten hiervan werden reeds gepubliceerd (zie TREWAVAS, 1966). Bovendien hadden verscheidene ichthyologen uit Rhodesia en Zuid-Afrika (cfr opera MORTIMER, JUBB, JACKSON, BARNARD) de systematiek van de lokale soorten reeds tamelijk ver opgehelderd. Wanneer wij ons dus baseren op onze eigen gegevens voor West- en Midden-Afrika, en op hoofdzakelijk bibliografische doch ook ten dele museum-gegevens voor Oost- en Zuid-Afrika, dan blijkt het mogelijk thans een steekhoudende systematiek van de Tilapia op pan-afrikaanse schaal op te stellen. Daar dit werk van groot en onmiddellijk nut is voor de visteelt en visserij in Afrika, werd besloten onze studie in haar huidige vorm voor te leggen, en voorlopig geen nieuw veldwerk te ondernemen. Het zijn de totale resultaten van ons onderzoek, in hun huidige stand en omvang en onvattende zowel het museum-werk, het veld-werk en het bibliografisch gedeelte die het onderwerp uitmaken van ons proefschrift tot het bekomen van de graad van Doctor in de Landbouwkundige Wetenschappen.

In het onderhavige proefschrift wordt, na deze inleiding en doelstelling, eerst een hoofdstuk gewijd aan de techniek aangewend en de methode gevolgd bij het verrichte onderzoek. Nadien wordt een algemene beschrijving gegeven van het genus Tilapia en zijn algemene kenmerken en de resultaten van onze studie, dwz. een lijst van de door ons weerhouden soorten, gevolgd door een korte bespreking per soort met discussie van de synonymies en aanduiding van de belangrijkste soortkenmerken. In een eerste bijlage wordt een zo volledig mogelijke beschrijving gegeven van alle gekende soorten, met aanduiding van de geografische verspreiding, en de lijst van de onderzochte specimina. Eventueel wordt daarbij naar reeds eerder door ons gepubliceerde gegevens verwezen. De tweede bijlage bestaat uit een uitgebreide en geannoteerde bibliografie, waarbij voor iedere publikatie de eventuele determinatie-vergissingen worden gerektificeerd, dit om de omvangrijke doch verwarde Tilapia-literatuur voor alle practici ten volle toegankelijk en benutbaar te maken, wat naast de wetenschappelijke resultaten, het hoofddoel uitmaakt

van deze studie. Deze geannoteerde bibliografie werd als afzonderlijke publikatie hierbij gevoegd. Tenslotte werden ook onze andere publikaties, in zoverre zij in verband staan met dit Tilapia-onderzoek, als bijlage hierbij toegevoegd.

3.

Materiaal, Techniek en Methodiek van het Onderzoek.

3A.

Overzicht en Materiaal.

De historiek van ons onderzoek werd reeds in grote lijnen aangegeven in onze voorafgaande inleiding. Daarbij werd eveneens aangegeven dat ons onderzoek in feite een combinatie is van museum- en veldonderzoek.

Het museum-werk bestaat in hoofdzaak uit het gedetailleerde morfologische onderzoek van de Tilapia-specimens bewaard in de verschillende natuurhistorische musea. De techniek van onderzoek en opmeten van deze museum-specimens zal hierna meer in detail worden besproken. Er weze echter thans reeds opgemerkt dat het museum-onderzoek een essentieel deel uitmaakt van deze systematische studie van de Tilapia, zoals trouwens van iedere systematische studie. Het is inderdaad praktisch onmogelijk alle bestaande Tilapia-populaties gelijktijdig levend met elkaar te vergelijken. Bovendien kan de studie van levende Tilapia ons geen inlichtingen geven over de aantallen en of de vorm van tanden, kieuwdoornen, keelbeen en keeltanden. Het onderzoek van dode specimens, bij voorkeur gepreserveerde specimens zodat controle a posteriori steeds mogelijk blijft, en in feite dus van museum-specimens is dus een wezenlijk en noodzakelijk deel van ons Tilapia-onderzoek.

De basis van onze studie werd gevormd door de omvangrijke verzamelingen van het Koninklijk Museum voor Midden-Afrika te Tervuren, België. Deze kollekties werden door ons een eerste maal ten dele bestudeerd in 1955-56. Later werden sommige problemen verder uitgediept, wat geschiedde part-time in 1958-59 en 1961. Vanaf juli 1962 konden wij ons full-time wijden aan de studie van deze Tilapia. De ganse verzamelingen werden dan ook niet alleen morfologisch en systematisch, doch ook zoögeografisch onderzocht, waarvoor wij naar onze vroegere publikaties verwijzen. De verzamelingen te Tervuren alleen bevatten echter niet voldoende specimens, vooral voor de niet-kongolese gebieden, om de systematiek van de Tilapia op pan-afrikaanse schaal te kunnen oplossen. Tevens bleek het nazicht noodzakelijk van vele specimens vermeld in vroegere soms oude publikaties, en bewaard in andere buitenlandse musea. De studie van de Tilapia-verzamelingen in de vreemde

musea bleek dus eveneens noodzakelijk, en kon voor de meeste europese musea trouwens worden gerealiseerd. Tijdens dit jarenlange Tilapia-onderzoek bezochten wij namelijk volgende musea:

Koninklijk Natuurhistorisch Instituut van België, Brussel

- een eerste beknopt onderzoek van deze kollekties vond plaats in 1955-56; na 1962 werden deze verzamelingen dan gedetailleerd en volledig onderzocht en geregistreerd.

British Museum (Natural History), London

- verscheidene studiebezoeken tijdens volgende perioden november 1959, december 1960, april-mei 1964, april 1968.

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

- verscheidene bezoeken tijdens de perioden november 1959, april 1964, maart 1968, oktober 1968.

Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin

- mei 1965.

Zoologische Staatssammlung, München

- mei 1965.

Senckenberg Museum, Frankfurt a.m.

- mei 1965.

Museum A.Koenig, Bonn

- mei 1965.

Zoologisches Museum und Forschungsinstitut, Hamburg

- september 1967.

Muséum d'Histoire Naturelle, Genève

- juni 1964.

Muséum d'Histoire Naturelle, La Chaux-de-Fonds

- juni 1964.

Museo Civico di Storia Naturale, Genua

- juni 1964.

Naturhistoriska Museet, Göteborg

- september 1967.

Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

- september 1967.

Malmö-Museum, Malmö

- september 1967.

Lund Universitetets Zoologiske Museet, Lund

- september 1967.

Universitetets Zoologiske Museum, København

- september 1967.

Bij de studie van de Tilapia-verzamelingen in deze vreemde musea hadden wij meestal af te rekenen met een gebrek aan tijd, wat automatisch een beperking van de observatie en onderzoeksmogelijkheden met zich mee bracht. Daarom werd in eerste instantie vooral aandacht besteed aan het opmaken van de stuklijsten van het Tilapia-materiaal aldaar aanwezig of beschikbaar. In tweede instantie werd overgegaan tot nazicht, opmeten of studie van de type-specimens, de zeldzame specimens, of die specimens welke reeds vermeld of besproken waren in oude publikaties. Ten laatste, en indien nog mogelijk werd ook nog overgegaan tot het onderzoek van specimens of reeksen specimens van die soorten of gebieden waarvoor in het Tervuren-Museum geen goede reeksen aanwezig waren. Meestal was dit laatste punt wegens tijdsgebrekk geheel of gedeeltelijk onmogelijk. Hieraan kon echter verholpen worden daar de meeste musea na ons studie-bezoek bereid waren ons een reeks specimens in leen toe te vertrouwen, zodat verder gedetailleerd onderzoek en vergelijking met andere specimens te Tervuren mogelijk werd. Hier dient dan ook vermeld dat eveneens Tilapia-materiaal in leen ontvangen werd van het Naturhistorisches museum (Wien, Austria) en van het American Museum of Natural History (Washington, U.S.A.).

Tenslotte konden wij nog, zij het zeer vlug, nota nemen van de Tilapia-kollekties bewaard in het Institut Fondamental de l'Afrique Noire (Dakar, Senegal), het Visteeltstation van het Centre Technique Forestier Tropical (Bouaké, Ivoorkust) en de Service des Pêches (Cotonou, Dahomey).

De meeste Tilapia-specimens door ons onderzocht werden opgenomen in de stuklijsten die per soort werden opgesteld.

Na het afwerken van onze studie over de kongolese Tilapia (THYS, 1964) hadden wij echter al vrij vlug vastgesteld dat er voor vele gebieden en rivieren buiten Kongo absoluut onvoldoende

Tilapia-verzamelingen bestonden om tot afdoende konklusies te kunnen komen inzake de Tilapia-systematiek voor deze gebieden. De ontwikkeling van het ethologisch onderzoek had bovendien meer en meer de nadruk gelegd op de kleur als belangrijk soort-kenmerk, zodat veld-observaties noodzakelijk bleken, zelfs van de reeds tamelijk goed gekende soorten. Tevens bleek uit de stijgende verwarring in de Tilapia-vakliteratuur dat vele stations onjuiste benamingen gebruikten voor gekweekte Tilapia-soorten. Daar het zeer moeilijk of onmogelijk bleek van goede stalen van deze soorten te verkrijgen, en de eventuele schriftelijke kleur-notas meestal zeer onvolledig bleken, was het bezoek aan de visteelt- of visserij-stations de enige mogelijkheid tot opsporen en recht zetting van de determinatie-vergissingen.

Om velerlei redenen bleek veldonderzoek in Afrika dus noodzakelijk, en deze redenen zouden wij als volgt kunnen samenvatten:

- 1) het aanleggen van goede Tilapia-verzamelingen voor die gebieden of soorten welke nog onvoldoende gekend waren
- 2) het noteren van kleuren en andere veldkenmerken voor bijna alle Tilapia-soorten
- 3) het verkrijgen of verstrekken van inlichtingen betreffende de gekweekte Tilapia-soorten; dit omvat namelijk:
 - het nagaan van het lokale naamgebruik, in verslagen of publikaties om te kunnen opnemen en eventueel verbeteren in de "Annotated bibliography"
 - het verstrekken van inlichtingen inzake de juiste en konforme benaming van de verschillende soorten
 - het opsporen van eventuele importen en transporten van Tilapia-soorten.

Nadat wij reeds in 1954 als student in Kongo een rondreis hadden kunnen ondernemen, waarbij wij terdege de determinatie-problemen hadden kunnen vaststellen, verbleven wij van december 1959 tot augustus 1960 in Opper-Katanga waar wij de aldaar gekweekte soorten en rassen beter konden vergelijken. Madien, in het kader van onze research-aktiviteiten aan het Koninklijk Museum voor Midden-Afrika te Tervuren, en met de hulp van een F.A.O. beurs André Mayer, konden wij dan volgende veldexpedities ondernemen:

- september-december 1964: Zuid-Kameroen

Gabon

Rio Muni

Fernando Poo

-(zie gedetailleerde reisroute in THYS, 1965).

- februari-mei 1966: Senegal

Zuid-Mauretanië

Gambia

Rio Kayanga (stroomgebied van Portugees
Guinea)

- juli-november 1966: Ivoorkust (vanaf Liberiaanse grens)

Ghana

Togo

Dahomey

West-Kameroen

(De gedetailleerde reisroute werd aangegeven in THYS, 1967).

Tijdens deze expedities werden steeds de voornaamste rivieren en biotopen naar hun Tilapia's onderzocht, en werden de lokale visteelt-stations en visserijdiensten bezocht. Kleurfotos werden gemaakt van vele Tilapia-soorten of rassen, en meer dan 3.500 Tilapia-specimens werden voor verdere studie gepreserveerd.

Hierbij dient eveneens vermeld dat wij tijdens de vele jaren van dit Tilapia-onderzoek zoveel mogelijk de belangrijke show-aquaria bezochten, om er eventueel de voorhanden zijnde Tilapia-soorten te fotograferen. Aldus konden wij Tilapia-soorten levend fotograferen in de grote publieke aquaria van de

Zoo-Antwerpen

Université de Liège

Berliner Tiergarten

Wilhelma Tiergarten, Stuttgart

Exotarium, Frankfurt a.M.

Tierpark Hellabrun, München

London-Zoo

Charlottenlund, København

en in de studie-aquaria van

Université de Liège

Max Planck Institut, Seewiesen.

Het geheel van veldgegevens, aquariumgegevens, visteelt-specimens, veld-specimens uit de natuur en museum-specimens en van de literatuurgegevens vormen de materiele elementen waarop onze Tilapia-studie gesteund is.

3B. Methodiek.

De vakliteratuur over de Tilapia-systematiek is zeer omvangrijk en de gebruikte nomenklatuur vaak verwarrend. Het aantal museum-specimens is zeer groot, doch zeer heterogeen verdeeld wat musea, soorten en natuurlijke gebieden betreft. Vele oude specimens zijn bovendien ontkleurd, of verschrompeld, of voor verder uitwendig morfologisch onderzoek onbruikbaar. Het aantal beschreven en als geldig erkende soorten is bovendien tamelijk groot, en de type-specimens over vele musea verspreid. Een dergelijk omvangrijk, heterogeen en disparaat geheel van gegevens en materieel vormt steeds een belangrijke handicap voor systematische studies, en bij dergelijke omstandigheden is de methode van de "non-dimensional species" zoals beschreven door MAYR (1949) en bv. ook door GANS (1959) toegepast, de aangewezen methode.

Principieel bestaat de methode hierin dat men eerst voor één welbepaald en ekologisch uniform gebied alle gegevens en materiaal verzamelt welke bestaan of te vinden zijn, en dan tracht met behulp hiervan duidelijk te stellen of op die plaats één of meerdere soorten kunnen herkend worden, waarna hun morfologische kenmerken zo nauwkeurig mogelijk omschreven worden. Dezelfde analyse van het materiaal en gegevens wordt daarna voor alle mogelijk verschillende gebieden herhaald, zo mogelijk in een logische geografische volgorde. Tenslotte dient men deze non dimensionale soort-populaties uit de nabij gelegen gebieden onderling te vergelijken, om door linkage van kenmerken, en door studie van morfologische clines of bruuske verschillen te kunnen vaststellen of het om dezelfde soort, verschillende soorten of verschillende ondersoorten kan gaan. Ook dit dient progressief geografisch verder doorgevoerd, waarbij steeds zoveel mogelijke non-dimensionale Tilapia-populaties uit nabij gelegen gebieden met elkaar vergeleken worden. Wanneer men tenslotte gemeend heeft in vele gebieden één en dezelfde soort te kunnen onderscheiden, dient deze soort afzonderlijk onderzocht, ditmaal niet

non dimensionaal, maar nu monospecifiek en multi-areaal. Daarbij worden alle populaties van één grote soort onderling vergeleken, en dus niet alleen met de meest naburige populatie en aan de linkage van kenmerken, de morfologische extrema en aan de ekologische, ethologische en geografische gegevens wordt speciale aandacht besteed. Het eventuele bestaan van duidelijk herkenbare geografische rassen, kan op die manier gemakkelijk gevonden worden.

In laatste instantie kan men dan nog overgaan tot het onderling vergelijken van de verschillende soorten op morfologisch, ekologisch, ethologisch en zoögeografisch gebied. Hierbij kan men dan onderlinge verwantschappen vaststellen welke als basis kunnen dienen voor een generieke of infragenerieke klassering.

Het opstellen van goede soortbeschrijvingen met inbegrip van de infraspecifieke morfologische variabiliteit is tenslotte het resultaat van deze methode van systematische studie. Bij deze soortbeschrijving dienen ook alle bibliografische gegevens in de synonymie-lijst of op andere wijze vernoemd. Tevens dient hierbij aangegeven hoe ieder soort duidelijk van de meest verwante soorten kan worden onderscheiden, wat uit de non dimensionale analyse en de multi-areaal vergelijking duidelijk moet tot uiting komen.

De hierboven uiteengezette procedure van geografisch progressief voortgezette non dimensionale soort-analyse samen met de daarop volgende systematisch progressieve monospecifieke multi-areaal vergelijkingen, is echter een zuiver theoretische situatie. In de praktijk lopen deze verschillende fasen kronologisch sterk door mekaar, daar de verschillende stadia van museum-onderzoek, veldonderzoek en aquarium-studies noodzakelijkerwijze qua tijd en ruimte sterk gescheiden zijn. Bovendien zijn de bibliografische gegevens ook niet steeds alle gelijktijdig beschikbaar.

Zo beschikten wij bij onze studie van de kongolese Tilapia slechts over goede populaties voor het Kongo-bekken, en niet voor andere afrikaanse gebieden. Daarop konden wij vaststellen dat de Tilapia van de "melanopleura" groep in feite tot vier soorten behoorden, nl. T.rendalli in Katanga, T.tholloni congica in het Middenbekken, T.zillii in het noorden en T.guineensis in

de brakwaterzone. Door gebrek aan topotypische populaties voor deze vier soorten, dienden deze namen echter als "voorlopige" benamingen beschouwd en het juiste statuut van de naam T.melanopleura diende buiten beschouwing te blijven. Na onze veldexpeditie in Kameroen-Gabon, konden wij alleen vaststellen dat T.congica een soort was verschillend van T.tholloni en geen ondersoort, en T.guineensis ook in die landen een brakwatersoort was. Na onze 1966-West-Afrika expeditie tenslotte konden wij door een non-dimensionale analyse van de Tilapia uit de Senegal-monding aantonen dat T.melanopleura in feite een synoniem is voor T.zillii. Multi-areaal analyse voor deze andere soorten bevestigde daarbij ons vroeger gebruik van de namen T.zillii en T.guineensis.

Voor een uitgewerkt voorbeeld van non-dimensionale analyse van Tilapia-soorten verwijzen wij daarom naar onze afzonderlijke publikatie over de Tilapia van St Louis (THYS, 1968). Voor voorbeelden betreffende multi-areaalvergelijkingen verwijzen wij naar de in het werk opgenomen besprekingen van T.galilaea, T.zillii en T.guineensis.

De hier beschreven theoretische methode werd dus slechts met stukken en brokken, voor beperkte gebieden, en voor bepaalde gedeelten van de soort-arealen uitgevoerd, waarbij dus periodisch de voorlopige stand van ons onderzoek diende samengevat. De praktische resultaten bekomen verschillen ons inziens waarschijnlijk in niets van deze welke na een theoretisch en kronologisch volmaakt onderzoek zouden bekomen zijn.

3c.

Het begrip "Soort".

In het kader van deze discussie over de toegepaste methodiek, kan het nuttig zijn eveneens een kleine bespreking te wijden aan het soortbegrip en de soortdefinitie hier toegepast. Daarbij dient dan echter onmiddellijk toegevoegd dat het hoegenaamd niet in onze bedoeling ligt hierbij een theoretische of praktische bijdrage te willen leveren tot de problemen van de soortstudie en de theoretische systematiek.

De soortdefinitie hier door ons aanvaard is deze van de biologisch-genetische of evolutieve soort door SIMPSON (1962) uiteengezet, nl. het geheel van specimens dat van andere verwante soorten reproductief geïsoleerd is, en zich daarbij zoals

een afzonderlijke ekologische en evolutieve eenheid manifesteert, zij het soms onder een polytypisch morfologisch aspekt. De praktische gevolgtrekkingen van deze theoretische soortdefinitie voor de toepassing van de methodiek van het non dimensionale en geografisch progressieve soortonderzoek zijn: A) groepen of vormen die in éénzelfde gebied reproductief geïsoleerd schijnen, dienen als afzonderlijke soorten beschouwd; verder verdient het bijzondere aanbeveling om te pogen tenminste voor één bepaald gebied het isolatie-mechanisme tussen sympatrische soorten vast te stellen.

Dit isolatie-mechanisme kan zijn:

- duidelijk verschillende morfologie; hierbij dienen de morfologische kenmerken in de meest ruime zin opgevat, en niet alleen vorm, verhoudingen en numerieke kenmerken dienen beschouwd, doch ook de kleuren van de levende vissen. Het is inderdaad best mogelijk dat één kleurdetail als soortherkenningsteken geldt, of zelfs dat het soorttypische kleurkenmerk alleen tijdens de paaiperiode aanwezig is. De moderne aquariumstudies over de ethologie van de Tilapia leggen trouwens meer en meer de nadruk op het belang van de natuurlijke kleuren voor de soortherkenning, en dus voor de systematiek. Dit werd in de natuur eerst vastgesteld door LOWE (1952) voor het Nyasa-meer, en de veldobservaties door ons voor West- en Centraal-Afrika en door TREWAVAS (1966) hebben trouwens het belang van de kleur als soortkenmerk tenvolle onderstreept;
- verschillende ekologie: twee of meerdere verwante Tilapia-vormen kunnen in éénzelfde geografisch gebied leven, doch in verschillende ekologische zones, als bv. brakwater-zoetwater, of stromend- stilstaand water of diep en ondiep water; voor de meren kunnen we hierbij ook aanstippen, in de oevergordel, in open waters, boven rotsbodem, of boven zandbodem;
- verschillende ethologie: uit de moderne studies van het paaigedrag bij de Cichlidae blijkt dat de opeenvolgende paaigedragingen en paaikleuren van deze vissen in feite een opeenvolging vormen van soortkenmerken, dikwijls in een bepaalde volgorde, en dat het geheel meestal werkt als een isolatie-mechanisme t.o.v. andere verwante soorten.

Bij deze ethologische kenmerken dient waarschijnlijk ook de nest-vorm gerekend;

- geografische isolatie; daar Tilapia-vissen ingesloten zijn in hun rivierbekkens, zijn de waterscheidingslijnen tussen deze bekkens de meest effectieve isolatie-barrières. Toch kunnen ook andere faktoren, als watervallen, warme bronnen, zoutwater-zones, meren, vegetatie-zones en dergelijke meer een isolatie-faktor uitmaken. Bovendien bestonden de huidige rivierbekkens niet altijd in hun huidige vorm, en met verschijnselen als rivieronthoofdingen en -omleggingen, of met het ontstaan en of verdwijnen van moerassige kontaktzones dient in het licht van een geologisch-historisch perspectief rekening gehouden. Tenslotte dient nog aangestipt dat populaties welke thans geografisch geïsoleerd zijn, daarom niet noodzakelijk reproductief geïsoleerd dienen te zijn. De mogelijkheid al of niet tot "inter breeding" kan bij gebrek aan praktische proeven in zulk geval niet bewezen worden, doch dient dan uit theoretische beschouwingen afgeleid.

B) groepen of vormen met gelijkaardige morfologische kenmerken, doch uit geografisch verschillende of geïsoleerde gebieden, kunnen beschouwd als behorende tot verschillende soorten, verschillende ondersoorten, of tot éénzelfde soort.

Indien geen kruisingsproeven of toevallige kruisingen het bestaan van vruchtbare hybriden en dus van de soort-identiteit bewezen hebben kan het bestaan of de afwezigheid van een reproductieve isolatie afgeleid worden uit volgende theoretische beschouwingen:

- morfologische gelijkenissen of verschillen te interpreteren in functie van kennis van isolatie-mechanismen voor non dimensionale gevallen;
- ekologische gegevens, overeenkomsten of verschillen (zelfde interpretatie);
- studie en vergelijking van het paaigedrag en andere voortplantingsgegevens als ei-afmetingen, ei-aantal, ei-kleur, nest-vorm, enz.
- paleontologische gegevens omtrent mogelijke hydrologische kontakten tussen de verschillende gebieden, en de tijdsduur van de geografische isolatie;
- algemene biogeografische gegevens.

De eventuele erkenning van subspecies binnen één soort dient gesteund op een duidelijk morfologisch verschil tussen verschillende populaties, doch dient verder eveneens geïnterpreteerd in het licht van de praktische gegevens en theoretische beschouwingen in voorgaand alinea voor de soort-grens uiteengezet. Daarbij mag niet vergeten worden dat de soortdefinitie hier aangekleefd wel theoretisch objektief doch in de praktische toepassing soms zeer subjektief is, terwijl het begrip ondersoort zowel in theorie als praktijk sterk subjektief blijkt te zijn.

Voorbeeld: de vormen T.borkuana en T.steinbachi zijn beide duidelijk verwant met T.galilaea, doch morfologisch ietwat verschillend, en beide vormen werden tot nu toe meestal als soorten beschouwd. T.borkuana-vorm wijkt echter veel minder af van de T.galilaea-stamvorm dan T.steinbachi. Verder wordt borkuana gevonden in het nu praktisch uitgedroogd Borkou-bekken, dat vroeger in kontakt stond met de Nijl- en Tchaad-bekken. In deze bekkens welke het Borkou-gebied omsluiten vinden wij thans twee vormen van T.galilaea, welke alhoewel morfologisch licht verschillend, toch duidelijk verwant en conspecifiek zijn, en hier als subspecies aangeduid worden. Het leek ons dan ook meest logisch de vorm "borkuana" als andere subspecies van T.galilaea te beschouwen, te meer daar het Borkou-bekken verder geen endemismen bevat, en het bestaan van een soort T.borkuana een biogeografische anomalie zou vormen.

De vorm T.steinbachi wijkt morfologisch veel sterker af van T.galilaea dan borkuana, en deze T.steinbachi komt alleen voor in het Barombi-ma-Mbu-meer, een kratermeer in West-Kameroen. Het gaat hier dus om een duidelijk ekologisch verschillend biotoop, gepaard aan een duidelijk morfologisch verschil. Bovendien zijn alle zes Cichlidae-soorten uit dit meer endemische soorten of genera, zodat het voorkomen van T.galilaea een zoogeografische anomalie zou zijn. Het leek ons dan ook logisch T.steinbachi als afzonderlijke soort te beschouwen.

Voor geen van beide vormen, nl. borkuana en steinbachi, zijn echter kruisingen met de T.galilaea-stamvorm vastgesteld of beproefd, zodat onze klassering dus zuiver op theoretische en subjektieve gronden berust.

C) wanneer twee morfologisch verschillende, zij het verwante vormen, die bovendien in de natuur geografisch geïsoleerd of allopatrisch zijn, in visvijvers vruchtbare hybriden voortbrengen, is dit niet noodzakelijk een bewijs dat beide vormen soort-identisch zijn, en als subspecies dienen beschouwd. Hierbij dient trouwens overwogen dat een visvijver een artificieel en tamelijk eenvormig en beperkt biotoop is, een soort visgevangenis, zodat het gedrag van de gekweekte vissen niet noodzakelijk als normaal dient bestempeld. De vissen krijgen er in ieder geval niet de kans hun optimaal paai-biotoop op te zoeken, zodat een mogelijkheid tot ekologische soort-isolatie ontnomen werd. Verder dient ook aandacht besteed aan de frekwentie der hybridaties, en de obligate viabiliteit en de sex-ratio van de hybriden. Zo geven artificiële obligate kruisingen (d.w.z. kruisingen in vijvers van beperkte omvang en waarin slechts mannetjes van één soort en wijfjes van een andere soort worden uitgezet) tussen T.mossambica en T.hornorum, tussen T.nilotica steeds een F₁-generatie met 100 % leefbare mannetjes. Het tot standkomen van hybride broedsels gebeurt echter erg onregelmatig en is absoluut niet in verhouding met het aantal wijfjes. Er lijkt dus geen afdoend argument voorhanden om deze vormen als subspecies van elkaar te beschouwen, zodat deze namen als soorten werden gehandhaafd.

De Kafue-vorm van T.macrochir vertoont echter een andere nestvorm dan de Luapula-Moero-vorm en vertoont bovendien soms kleine morfologische verschillen. Beide vormen in visvijvers samen gebracht paaien echter willekeurig door elkaar, met een normale paai-frekwentie, en met een normale sex-ratio voor de F₁-generatie. Het is daarom duidelijk dat beide geografisch geïsoleerde vormen in feite tot één en dezelfde soort behoren.

Deze enkele voorbeelden tonen duidelijk aan dat de theoretische opvattingen en praktische gevolgtrekkingen van het soort- en ondersoortbegrip, herhaalde malen van toepassing waren bij ons Tilapia-onderzoek. Bij de soortbesprekingen wordt hier soms naar verwezen. Zoals reeds eerder gezegd echter is het hoofddoel van deze studie te komen tot een praktisch bruikbare en theoretisch juiste Tilapia-klassifikatie, en niet van een bijdrage te leveren tot de theoretische soort-systematiek.

3D. Techniek.

Zoals reeds uiteengezet bestond de techniek van ons onderzoek naast het veldonderzoek in hoofdzaak uit het gedetailleerde morfologische onderzoek van de gepreserveerde specimens. Hierbij werd getracht van geformaliseerde of in alcohol bewaarde specimens een zo nauwkeurig en zo volledig mogelijke beschrijving op te stellen. Hiertoe werden voor ieder specimen een aantal preciese maten genomen, en deze maten werden in % van enkele tot standaard gekozen vergelijkingsmaten omgezet. Tevens werden een aantal tellingen verricht, en een aantal morfologische kenmerken genoteerd. De genomen maten, en de verrichte tellingen en observaties werden een eerste maal door ons beschreven in THYS (1964). Praktische ondervinding dwong ons nadien enkele lichte wijzigingen aan te brengen aan dit schema, en deze wijzigingen werden beschreven in THYS (1966). Daar later opnieuw enkele wijzigingen dienden aangebracht, brengen wij hierna opnieuw een beknopte beschrijving van alle maten en observaties, samen met een korte bespreking van de waarde ervan voor de systematiek. Alle gegevens voor éénzelfde specimen werden genoteerd op éénzelfde individueel meetblad hiertoe ontworpen. Een voorbeeld van deze zelf ontworpen meetbladen werd gegeven door fig. 1. Bij de hierna volgende beschrijving der observaties wordt dezelfde numerieke volgorde aangenomen zoals op de meetbladen. De voordelen van deze meetbladen zullen nadien worden besproken.

Gegevens per specimen.

- Register of identifikatie-nummer; zoals aangegeven volgens de in ieder museum licht verschillende registratie-procedures; indien slechts een nummer per lot, dan dienden de specimens verder onderscheiden door grootte of door toevoegen van een secundair nummer of letterteken; indien niet geregistreerd, dan werd een voorlopig identifikatie-teken gebruikt wanneer nodig.
- Lokaliteit of plaats van herkomst; zoals aangegeven op etiket of in registers; voor recente kollekties is meestal een duidelijke lokaliteit aangegeven; voor oude specimens is de lokaliteit dikwijls zeer vaag; studie van bibliografische of andere gegevens maakte het soms mogelijk aan dergelijke vage lokaliteiten een meer precieze definitie te

geven. Zo kon de type-lokaliteit van T.melanopleura DUMERIL van "Senegal" herleid worden tot "omgeving van St Louis" (zie THYS, 1968) en deze van T.lepidura BLGR van "Angola" tot tot Zaïre" (vide infra). Eventuele ekologische gegevens over de vindplaats werden eveneens hierbij ondergebracht.

- Verzamelaar: zoals aangegeven, waarbij soms zowel verzamelaar als schenker werden genoteerd; deze gegevens kunnen soms zeer nuttig zijn voor het juist situeren van bepaalde lokaliteiten, zoals bv. voor T.rangii DUM. (zie THYS, 1968).
- Datum: zoals aangegeven, bij voorkeur inzameldatum, en indien deze niet gekend, dan datum van ontvangst in museum; nauwkeurig tot op de dag mogelijk, anders benaderend.
- Hoogte: dient als aanvullend gegeven van de "lokaliteit".
- Sexe van het specimen: aangeduid met teken ♂ of ♀; na onderzoek van geslachtspapil, of nazicht van gonaden (na mediane insnijding van buikwand), of volgens geschreven aanwijziging. Het onderscheid tussen de genitaalpapilla van mannetje en wijfje werd duidelijk beschreven door LOWE (1955); mannetjes vertonen slechts een kleine puntvormige opening; wijfjes vertonen bovendien ook één brede transversale spleetopening. Soms werden ook verdere inlichtingen betreffende de toestand van de gonaden genoteerd zoals "rijpe ova in ovaria", "ova rijpend", en betreffende vorm en kleur van geslachtspapilla.
- Opeenvolgende determinaties van het specimen: zo volledig mogelijk en met aanduiding van de determinator en jaartal; dit laat nadien eventueel toe oude literatuurverwijzingen te verifiëren of te corrigeren.
- Genummerde maten en waarnemingen: figs 2-3.
De vaste orientatie hierbij gegeven aan de specimens werd reeds eerder beschreven (zie THYS, 1964, p 3 en fig.1), en wij verwijzen hiernaar voor de begrippen "horizontaal", "vertikaal", "dwars" enz. Alle maten werden zo mogelijk met de schuifpasser genomen en tot op 0,5 mm nauwkeurig. Voor zeer grote maten werd echter ook de meetlat en tot op 1 mm nauwkeurig.

kanaal tot aan de zijkiel van het praeoperculum; praktisch blijft het verschil tussen beide maten zeer klein, en eerder onbeduidend; uitgedrukt in % van koplengte (22) en van oogdiameter (23).

24-25. Vakant.

26-27-28. Rugvinformule, met aantal doornen (26) in romeinse cijfers, en aantal zachte stralen (27) en totaal aantal stralen (28) in arabische cijfers; de zachte stralen worden geteld aan de basis.

29. Lengte rugvinbasis: gemeten in rechte lijn; uitgedrukt in % standaardlengte; in de praktijk is gebleken dat dit een overbodig gegeven is; binnen éénzelfde soort is deze lengte zeer vaag recht evenredig met het totaal aantal stralen, en bij vergelijking tussen verschillende soorten is de overlapping zeer groot of volledig en de rugvinformule veel belangrijker.

30. Lengte laatste rugdoorn: gemeten in rechte lijn vanaf rugrand tot aan punt; uitgedrukt in % van standaardlengte. In een eerste onderzoeksfase werd deze maat ook uitgedrukt in % van de koplengte, wat slechts bij sommige soorten en ondersoorten nuttig bleek; o.a. bij T.nilotica (vide infra), en daarom niet voor alle soorten berekend werd.

Bij de meeste soorten neemt de lengte van de rugdoornen gestadig toe van de 1ste tot 5de en om dan subegaal te blijven, slechts een weinig vergrotend, tot de laatste doorn. Bij sommige soorten echter is deze lengte toename veel meer geleidelijk; daarom werd getracht dit uit te drukken door de 5de en de laatste doorn te meten, zoals bv. bij T.mvogoi (zie THYS, 1965); dit bleek echter weinig nuttig en werd dan ook verder verwaarloosd.

31. Lengte van langste zachte rugvinstraal: in rechte lijn vanaf rugrand tot aan uiteinde vinstraal; uitgedrukt in % standaardlengte (zoals bij voorgaande maat echter ook in % koplengte voor sommige soorten. In feite een overbodige maat wanneer rekening gehouden met nr 32. De vinuiteinden blijken gemakkelijk beschadigd te worden, doch bijna even gemakkelijk weer aan te groeien.

Bij alle maten of aantekeningen betreffende de vinnen dient daarom goed nagekeken of er geen spoor van beschadiging valt waar te nemen, en eventuele abnormale verschillen kunnen hieraan te wijten zijn.

32. Vorm van zachte rugvin en niveau van uiteinde: de vorm is genoteerd als rond, puntig, puntig en verlengd, evenwel met een codesysteem (zie fig. 5), het niveau in functie van de staartvin eveneens volgens een code-notering met breukaanduiding (zie fig. 5). Deze aanduiding bleek voor de soortbeschrijvingen belangrijker dan de relatieve lengte van de langste zachte straal.
33. Anaalvin formule (of aarsvin): aantal doornen in romeinse cijfers, gevolgd door aantal zachte stralen in arabische cijfers.
34. Lengte anaalvin basis: in rechte lijn uitgedrukt in % van standaardlengte; blijkbaar nutteloze maat.
- 35-36. Lengte laatste anaaldoorn: opgemeten zoals voor rugvindoorn (30) uitgedrukt in % van standaardlengte, en ook in % van lengte van laatste rugdoorn.
37. Lengte langste zachte anaalstraal: opgemeten zoals bij nr 31; uitgedrukt in % standaardlengte; overbodige maat indien 32 en 38 genoteerd.
38. Niveau van uiteinde van anaalvin; genoteerd t.o.v. staartvin met zelfde code als voor nr 32, en eveneens t.o.v. het uiteinde rugvin, met code zoals aangeduid in fig. 4 ; zelfde opmerking hierbij als voor nr 32.
39. Formule borstvin: aantal stralen geteld aan basis, in romeinse cijfers uitgedrukt.
40. Vorm van uiteinde van borstvin: met schematische code voor vorm zoals voor rug- en aarsvin (zie ook fig. 6)
- 41-42. Lengte borstvin: gemeten in rechte lijn tussen articulatie van bovenste straal en uiteinde van vin; daar uiteinde van vin meestal puntig en zeer fijn is, kunnen ongemerkte beschadigingen soms hinderlijke fouten veroorzaken; uitgedrukt in % van standaardlengte en van koplengte.
43. Niveau van borstvin t.o.v. anus, genitaalpapilla en basis van anaalvin; aangeduid met een code-systeem zoals op fig. aangegeven; genoteerd met borstvin

horizontaal tegen lichaam aangevouwd.

44. Niveau van borstvin t.o.v. snuit en oog: genoteerd met borstvin horizontaal naar voor gevouwd, en met zelfde code als voor nr 19, doch met een kleine cirkelboog er bij voor de aanduiding van de snuit. (fig. 6)

Beide aanduidingen 43 en 44 zijn minstens even belangrijk als de maten 41 en 42.

45. Vorm van buikvin: met schets genoteerd als "stomp en puntig" of "verlengd puntig".

46. Lengte buikvin-doorn: van buikrand tot punt in rechte lijn; uitgedrukt in % van standaardlengte; weinig waardevolle maat.

- 47-48. Lengte van langste zachte buikvinstraal: lengte in rechte lijn vanaf buikrand tot uiterste punt van buitenste zachte straal; uitgedrukt in % van standaardlengte (nr 47) soms in % van koplengte (later verwaarloosd), in % van doornlengte (nr 48) soms nuttig, doch niveau-aanduiding (zie nr 49) veel nuttiger.

In een beginstadium werd ook de lengte van de binnenste zachte straal gemeten, en de verhouding "lengte buitenste straal/lengte binnenste straal" berekend; dit bleek echter een waardeloos gegeven, en werd daarom niet nadien verwaarloosd.

49. Niveau van buikvin: niveau van uiteinde van buikvin wanneer horizontaal toegevoegd en uitgedrukt t.o.v. anus, genitaal-papilla, aarsvin en t.o.v. van borstvin; aangeduid met codesysteem zoals op fig. 6.

50. Vorm van achterrand staartvin: aangeduid als "afgerond", "achterrond gebogen, hoeken afgerond", "achterrond recht, hoeken afgerond", "achterrond recht, hoeken puntig", "achterrond licht uitgehold, hoeken puntig of licht verlengd", enz.; genoteerd met afgekorte beschrijvingen of met kleine schets. De vorm van de staartvin kan dikwijls beschadigd zijn, en dient bovendien in functie van de grootte en de geslachtsrijpheid geïnterpreteerd.

51. Lengte staartvin: verschil tussen totale lengte en staartlengte; uitgedrukt in % van standaardlengte.

52. Aard van beschubbing van staartvin: aangeduid als membraneus (vliezig zonder schubben bedekking), licht met schubben bedekt aan basis en onder- en bovenkant, of dicht met schubben bedekt over ganse vin. Deze schubbenbedekking dient geïnterpreteerd in functie van de grootte, daar bij sommige soorten de volwassen specimens een dicht beschubde staartvin hebben terwijl de jongen een vliezige staartvin vertonen. Dit is o.a. het geval bij T.lepidura (zie THYS, 1964) en T.urolepis (zie TREWAVAS, 1966).
53. Schubben in longitudinale lijn: geteld zoals reeds vroeger beschreven in THYS, (1964, p 5-7, fig.2). Hierbij werd eveneens de aard van de schubben afgetekend, als cycloïd, gegranuleerd of zacht-ctenoid. Bij beschadiging of uitvallen van schubben wordt geteld volgens de overlangse rijen of naar de dermale schubzakjes. Weggevalen schubben regenereren zeer vlug, dwz. binnen 3-4 maanden, en meestal zonder dat de gewone geometrische schikking gewijzigd wordt. Dit heeft als gevolg dat in de natuur slechts zelden Tilapia worden gevonden met schubben defekten. Vervangingsschubben kunnen echter herkend worden door ze ~~macrocentrisch~~ ip. microcentrisch zijn (zie DAGET, 1962, en fig. 4 hier overgenomen). Deze macrocentrische vervangzschubben zijn voor ouderdomstudies natuurlijk waardeloos.
54. Schubben in bovenste en onderste zijlijn: zie THYS, 1964, fig.2 (*hier overgenomen als fig. 3*).
55. Aantal schubbenrijen in transversale lijn boven de bovenste zijlijn: geteld vanaf begin van rugvin tot aan zijlijn volgens schuine vooroverhellende lijn zoals op fig.2 in THYS (1964) en aangeduid eventueel met breukcijfer voor halve rij.
56. Aantal schubben in transversale lijn onder de bovenste zijlijn: initiaal, dwz. voor de kongolese Tilapia-soorten, werden deze geteld op dezelfde schuine lijn als voor nr 55, en doorlopend van juist onder de bovenste zijlijn tot op de denkbeeldige medioventrale lijn (zie fig. 2 in THYS, 1964). Bij verscheidene soorten zijn de buikschubben echter veel kleiner dan

de flankschubben zonder lineaire schikking, en bij sommige soorten zelfs afwezig. Daarom werd deze telling nadien uitgevoerd van naast de anus volgens een schuine vooroverhellende lijn tot aan de bovenste zijlijn. Bij de vergelijking van verschillende soortbeschrijving dient met deze gewijzigde telmethode dus rekening gehouden.

Voor sommige soorten werd ook het aantal schubbenrijen tussen basis borstvin en basis buikvin genoteerd; dit aantal is echter moeilijk te tellen, en de telwijze moeilijk te standardiseren, daar de borstschubben dikwijls klein zijn, en blijkbaar zonder duidelijke geometrische schikking.

57. Aantal schubbenrijen boven en rond de staartsteel: geteld zoals aangeduid in THYS, 1964, p 7, fig. 2. (zie hierna fig. 3)
58. Aantal schubbenrijen op de wang; volgens een verticale door het middenpunt van het oog; ook de schikking en de wangbedekking werden hierbij met schets genoteerd.
59. Vorm van de buitenste kaaktanden: aangeduid met willekeurige afkortingen voor tweepuntig, konisch, stomp, spits, afgerond, afgesleten, enz. en initiaal ook met schets van tandvorm. Daar bij dit schetsen duidelijk een tendens tot schematiseren ontstond, werd dit vervangen door een juiste tekening. Hierbij werd de vis met een klein vertikaal gehouden, de bovenlip werd omhoog geschoven en met naalden omhoog gehouden, en aldus kon met behulp van het binoculair WILD met tekenspiegel een juiste tekening van de buitentanden gemaakt worden. Meestal werden 3-4 tanden uit de bovenkaak en van nabij het midden van de muil getekend, waarbij echter geen beschadigde of te sterk afgesleten tanden werden gekozen. De buitentanden blijken namelijk gedurende een zekere tijd vervangbaar, althans bij jonge of subadulte specimens. Vervangingstanden zijn herkenbaar daar de kroon nog niet even ver reikt als bij de ganse tandenrij, en aan de duidelijke kleinere afslijting van de tandspits of -kroon. Bij oude specimens waar de tanden niet meer vervangen worden kunnen de tanden na afslijting, soms puntig worden, zoals o.a. bij T. nosambica, T. linnellii en T. schwebischi.

De vorm van de tanden dient voor sommige soorten dan ook in functie van grootte en ouderdom geïnterpreteerd. Bij alle Tilapia zijn de tanden nabij de mondhoeken kleiner, bij de meeste soorten zijn de laatste 3-4 tanden konisch van vorm. Indien meer tanden konisch zijn, bv. bij T.busumana waar $\pm 1/3$ tot $1/2$ tanden konisch zijn, werd dit genoteerd, en soms nog een bijkomende schets gemaakt.

60. Aantal tanden in de buitenste rij aan de bovenkaak: alleen geteld bij die soorten waar tanden in rijen geordend, dus niet bij T.tanganicae en T.karomo. Hierbij worden ook niet volgroeide vervangingstanden geteld, en zelfs de pas weggevallen, en nog niet vervangen tanden. Indien verschillende tandvormen, dan worden de aantallen afzonderlijk opgetekend, bv. bij een T.busumana betekent 10-18-11 dat er rechts 10 konische tanden, vooraan in de muil 18 tweepuntige, en links 11 konische tanden zijn.
61. Vorm van binnentanden op kaken: aangeduid met verkorte termen of met kleine schets; binnentanden zijn praktisch altijd driepuntig, soms konisch bij zeer oude specimen en door afslijting. De drie punten kunnen echter gelijkwaardig zijn, ofwel de middenpunt dominant, stomp of spits. Dit is ook in functie van de grootte te interpreteren.
62. Aantal rijen binnentanden aan boven- en onderkaak aangeduid in breukvorm. Jonge specimen hebben slechts 1 of 2 rijen binnentanden, volwassen specimen 5-18; deze aangroei verloopt continu en de lineaire schikking gaat daarbij dikwijls wat verloren, zodat een benaderende schatting dient aangegeven, volgens een telling uitgevoerd nabij het midden van de muil $\frac{3-4}{2-3}$.
63. Aantal kieuwdoornen: alleen geteld op de eerste kieuwboog, en bij voorkeur langs de linkerkant. Initiaal werden alleen de kieuwdoornen op het ceratobranchiaal gedeelte geteld, doch later werden alle kieuwdoornen op de eerste kieuwboog geteld, waarbij met streepjes de aantallen gescheiden werden voor "epibranchiaal gedeelte of bovenaan", "op het ploogewricht" en

"onderaan of op het ceratobranchiaal gedeelte" (Vb.3-0-9 of 5-1-22). Het laatste cijfer duidt daarbij op het aantal "onderaan", aantal dat trouwens het enige is dat bij vergelijking van soorten gebruikt werd.

De vorm van de kieuwdoornen werd soms aangeduid met een schets.

64.

65. Lengte van onderste keelbeen (ook kortweg keelbeen): grootste lengte volgens projectie op vertikaal symmetrie-vlak, gemeten met schuifpasser door de achterste apophysen tegen een vlak heen aan te leggen, en het andere been tot tegen de voorste punt van de midden-lamella (of voorste lamella) te schuiven. Natuurlijk na voorafgaande dissectie, reiniging en eventueel drogen van het been (zoals ook voor 66-67-68-69). Uitgedrukt in % van koplengte.

66. Breedte van keelbeen: grootste ^{vro-} breedte gemeten met schuifpasser ter hoogte van post~~l~~aterale apophysen uitgedrukt in % van lengte van keelbeen.

67. Lengte van tandenvlak op het keelbeen: grootste lengte buitenuit ~~van~~ het tandenvlak, gemeten in projectie op het vertikale symmetrie vlak; uitgedrukt in % van keelbeenlengte. Door andere onderzoekers wordt soms ook de lengte van het keelbeen en het tandenvlak in het symmetrie-vlak zelf gemeten. Bij vele soorten is de mediane inkeping achteraan echter tamelijk variabel, zodat hierdoor een grote schommeling voor deze verhoudingen kon ontstaan. Daarom verkozen wij deze maten te nemen op de manier zoals door ons beschreven.

68. Breedte van tandenvlak op keelbeen: grootste breedte loodrecht op symmetrie-vlak; uitgedrukt in % van lengte van tandenvlak.

69. Vorm van keelbeen, tandenvlak en van keeltanden: de algemene vorm van keelbeen en tandenvlak werden eerst kort beschreven of geschetst, waarbij echter ook, zoals voor de tanden, een tendens tot schematisatie optreedt. Daarom werd overgegaan tot een schets met behulp van de tekenspiegel, waarbij het keelbeen met plasticine

in de goede en vaste orientatie (= plat of horizontaal) werd gehouden.

De tanden van het keelbeen zijn zeer verscheiden van vorm, de voorste meestal klein en achteroverhellend, de middenste achterste groter en recht of voorovergebogen, de laterale zoals de achterste doch kleiner. Een korte beschrijving bleek dus nodig, vervolledigd door een tekening van één tand van vooraan op het keelbeen, en van één tand van achteraan in het midden, beiden in zijaanzicht (zie illustraties).

De gegevens onder nrs 65 tot 69, nL. afmetingen en vorm van keelbeen en keeltanden zijn, sinds REGAN (1920) deze kenmerken voor het eerst gebruikte, van het grootste belang voor de Tilapia-systematiek. De vorm en tanden-bedekking van het keelbeen zijn basisgegevens voor de indeling van de Tilapia in grote natuurlijke groepen. Tevens staan deze morfologische kenmerken in nauw verband met het voedingsregime der soorten; zo wijzen zeer fijne keeltanden op een mikrofage voeding, en een stevig keelbeen met stevige tanden op een herbivoor voedingsregime.

70-71-72-73. Mikrokieuwdoornen:

Een uitvoerige bespreking van deze orgaantjes en van hun waarde voor de systematiek werd reeds eerder door ons gegeven, en wij verwijzen hier naar deze studie (zie THYS, 1964, p 13-16, tabs. I-III). Zoals daarin aangetoond is dit kenmerk te zeer veranderlijk en te zeer van grootte en lokale invloeden afhankelijk om een diepgaande en dus omslachtige studie te verrechtvaardigen. Belangrijk is echter wel de aan- of afwezigheid van deze mikrokieuwdoornen, en daarom werd voor iedere kieuwboog afzonderlijk genoteerd of deze orgaantjes op voor- of achterkant aanwezig waren, met een kode-notering.

Vb. 3 a/- betekent mikrokieuwdoornen aanwezig op de voorkant van de derde kieuwboog en afwezig op de achterkant, en 4 a/p betekent mikrokieuwdoornen aanwezig op beide zijden van de vierde kieuwboog.

74. Lengte van de kieuwlamellen: maximale lengte van de

kieuwlamellen aan de voorkant van de eerste kieuwboog; uitgedrukt in % van de koplengte.

Haplochromis-soorten lijken duidelijk korte kieuwlamellen te bezitten dan Tilapia-soorten; tussen Tilapia-soorten onderling werden echter geen noemenswaardige verschillen genoteerd.

75. Horizontale afstand "snuit-basis rugvin"

76. Horizontale afstand "snuit-basis borstvin"

77. Horizontale afstand "snuit-basis buikvin"

78. Horizontale afstand "snuit-basis aarsvin".

Alle maten 75 tot 78, uitgedrukt in % standaardlengte werden vooral gemeten om juiste schetsen van de vissen en soorten toe te laten.

79. Lengte staartsteel: gemeten zoals aangeduid op fig. 1 (~~naar~~ THYS, 1964); uitgedrukt in % van standaardlengte.

80. Hoogte van staartsteel: kleinste vertikale diameter van staartsteel; uitgedrukt in % van lengte van staartsteel, ofwel in de verhouding lengte/hoogte.

Verdere gegevens per individueel meetblad genoteerd:

- profiel van snuit en kop; eventueel met schema (zie fig. 2 in THYS, 1964); *zie fig. 4.*
- beschubbing en aard van schubben (reeds besproken);
- vorm van lippen; kan eventueel een sexueel verschil vertonen, doch dit is bij Tilapia weinig het geval;
- eventuele parasieten;
- eventueel ook ei-aantal, ei-afmetingen, grootte en aantal van jongen in muil;
- kleur en livrei: de kleur-notas werden opgetekend indien aangegeven; voor zelf ingezamelde specimens werden veldnotas en eventueel kleurenfoto's geraadpleegd. De livreitenslotte is het zwart-wit patroon dat overblijft in formal of alcohol; hiervan werd zo nodig een schets gemaakt. De kleurgegevens van de meeste specimens en soorten dienen als de voornaamste resultaten van ons veldwerk beschouwd, daar deze gegevens van het grootste belang zijn voor de soortsystematiek. Bij de meeste Tilapia zijn de morfologische en numerieke verschillen inderdaad tamelijk klein, en de soortvorming en het soortonderscheid lijkt vooral tot stand gekomen door evolutie van het

gedragsspatroon. Daarbij lijken kleurkenmerken, en vooral paaikleuren een zeer belangrijke rol te hebben gespeeld. Reeds eerder was men tot de overtuiging gekomen dat de paaikleuren van het mannetje uiterst waardevolle soortkenmerken zijn (zie LOWE, 1952⁵³) voor de oost-afrikaanse mikrofage soorten van de groep Oreochromis (zie TREWAVAS, 1966). Thans kunnen wij hier aan toevoegen dat ook voor andere soort-groepen, zoals Coptodon, Tilapia, Pelmatochromis en Pelmatolapia, deze kleuren minstens even belangrijk zijn voor de systematiek. Bij verscheidene soorten, zoals bv. T.walteri en T.louka, werd de soortdiagnose trouwens vooreerst op de kleuren gesteund. De kleuren van een Tilapia zijn echter zeer veranderlijk onder emotionele invloed, en kunnen ook door ouderdoms- en maturiteits-verschijnselen sterk wisselen. Bij de studie van de kleur dient met deze faktor dus rekening gehouden. De observatie van de kleuren is niet altijd eenvoudig, daar de vissen bij de vangst meestal de schrikkleuren en niet de paaikleuren vertonen, zodat veldgegevens met aquariumgegevens dienen gekombineerd. Daar de kleuren snel kunnen wisselen zijn geschreven notas of schetsen ook minder aangewezen. Bij ons veldwerk maakten wij dan ook hoofdzakelijk kleurfotos, meestal verscheidene van eenzelfde vis, of van een groep vissen. Deze methode heeft bovendien het voordeel dat het kleuren-beeld volledig is, daar waar bij beschrijving of schetsen dikwijls meerdere details vergeten worden. Bovendien wordt daarbij de "familiarity-factor" - d.w.z. de toestand waarbij één of meerdere kenmerken als soort-typisch beschouwd worden, eventueel ten onrechte en net over het hoofd zien van de werkelijke soortkenmerken (zie TREWAVAS, 1966) - vermeden, en is aldus een betere vergelijking van specimen uit andere gebieden mogelijk.

- Gebruik en vorm van (individuele) meetbladen.

In een eerste stadium van ons onderzoek werd slechts één groot meetblad per soort gebruikt. Daarbij werden de maataanduidingen, percenten en morfologische gegevens links in een brede kolom aangeduid, en voor oeder opgenomen specimen werd een smalle kolom gebruikt, zoals op hierna volgend voorbeeld aangegeven:

Soort: Tilapia. . . .

RG

Sexe

Totale lengte 201 mm 107 mm 380 mm

Standaardlengte

Lichaamshoogte

- in % Stand.l.

Koplengte

- in % Stand.l.

Dit systeem bracht verscheidene moeilijkheden mee, o.a.

- meestal te weinig plaats voor alle notities en voor eventuele schetsen (beperkt door lengte van kolom, en bestaande bladafmetingen)
- nieuwe maten of percenten konden niet worden tussengevoegd. Vb. lichaamshoogte in % van koplengte kan niet tussengevoegd of bijgevoegd;
- indien één specimen oorspronkelijk verkeerd gedetermineerd bleek, moest de ganse kolom doorgeschrapt of uitgesneden, wat tot knip- en plakwerk leidde;
- klassering per grootte en per geslacht diende vooraf te geschieden wat niet altijd mogelijk bleek;
- specimens uit verschillende musea - niet gelijktijdig opgemeten - konden moeilijk tussen gevoegd;
- analyse van resultaten per sexe, landstreek of grootte-stadium uiterst moeilijk, daar maatkolommen niet te verschuiven.

Om al deze redenen werd getracht een systeem te ontwerpen waarbij deze nadelen kunnen wegvallen. Na enkele proefnemingen met meetfiches werd tenslotte een individueel meetblad ontworpen, niet genummerde maatvlakken langs de randen, en met voldoende witte ruimten in het midden of schetsen en aantekeningen te kunnen maken. ^(fig. 1) Alle maatvakken werden genummerd, zodat deze meetbladen voor verschillende onderzoeken bruikbaar bleven, waarbij het volstond de meetkode voor ieder onderzoek vast te leggen. Bij het onderzoek van de Aganidae en Gekkonidae (Reptilia) en van de Haplochronis- en Pelnatochronis-soorten hebben deze methoden trouwens reeds hun bruikbaarheid bewezen.

Voor de hierboven beschreven meetkode van de Tilapia hebben wij ons gesteund op de gegevens van oude en moderne

beschrijvingsschema's daarbij trachtend alle gebruikte kenmerken samen te brengen in een logische volgorde. Tevens werden, als resultaat van de eerste stadia van ons onderzoek, enkele nieuwe kenmerken toegevoegd, zoals bv. het aantal schubben rond de staartsteel, en de mikrokieuwdoornen. Hier en daar werden enkele vakken opengelaten om eventueel maten of percentages te kunnen bijvoegen. Alle maten werden opgetekend links in de meetvakken naast de nummer van het vakje; de berekende percentages werden rechts nabij de rand van het meetblad opgeschreven. Aantallen van vinformules of schubbenreeksen werden rechtstreeks rechts nabij de rand opgeschreven, **evenals** schetsen, kodes of afkortingen voor morfologische kenmerken. Door het licht verschoven over elkaar leggen van de individuele meetbladen per soort, kon aldus dadelijk een goed beeld verkregen van de variabiliteit van ieder kenmerk binnen de soort, waarbij tevens onmiddellijk afwijkende specimen of kenmerken konden opgespoord. Bovendien konden deze meetbladen per natuurlijke streek, per sexe, of volgens grootte geschikt worden, zoadt geografische, sexuele of ouderdomsverschillen gemakkelijk aan het licht kwamen. Meetbladen voor specimen afkomstig van vreemde musea of voor veel later opgemeten specimen konden op deze manier gemakkelijk tussen de reeds bestaande meetbladen geklasseerd.

- Verwerking van de maten en aantallen.

Voor de aantallen vinstralen en schubben is natuurlijk geen verdere verwerking nodig. De aanduiding van de frekwenties per soort van deze aantallen gebeurt per breukvorm, met de frekwentie als noemer, zoals in de reeds gepubliceerde beschrijvingen (zie bij THYS, 1966) is gebeurd.

Daar de meeste Tilapia een continue groei vertonen het ganse leven door zijn de absolute maten weinig dienstig voor beschrijvingen, doch dienen zij in verhoudingen of percentages ongerekend. Daar waar in vroegere publikaties d.w.z. tot omstreeks 1950, hoofdzakelijk verhoudingen (en vooral omgekeerde d.w.z. een kleinere in een grotere maat) werden gebruikt, werd sindsdien meer en meer overgegaan tot het gebruik van percentages. Bij onze studies werden uitsluitend percentages gebruikt. Het gebruik van percentages heeft verscheidene voordelen, o.a.

- rechtstreeks evenredig met de effectieve maten; grotere maten

geven grotere percentages en omgekeerd; bij verhoudingen zoals vroeger gebruikt juist omgekeerd. Vb. Voor twee vissen met standaardlengte 100 mm, doch verschillende lichaamshoogte en koplengte

	<u>Vis 1</u>	<u>Vis 2</u>
Lichaamshoogte	50 mm	40 mm
- in % Stand.1.	50 %	40 %
- aantal malen begrepen in Stand.1.	2 x	2,5 x

	40 mm	25 mm
Koplengte		
- in % Stand.1.	40 %	25 %
- aantal malen begrepen in Stand.1.	2,5 x	4 x

- betere en continue spreiding van de gegevens; verhoudingen werden vroeger steeds afgerond, wat in feite diskontinue verdelingen geeft;
- het gebruik van enkele basis-vergelijkingsmaten, als bv. standaardlengte en koplengte, laat nadien ook een gemakkelijke onderlinge vergelijking van andere maten toe.

Zo werd de koplengte vroeger soms uitgedrukt in verhouding tot lichaamshoogte, waarbij de verhouding meestal 1 of 1 1/3 of 1 1/2 bedroegen. Uit de tabel hieronder blijkt duidelijk hoe diskontinu deze gegevens zijn, daar bv. de percentages 80-95 % nooit voorkwamen.

Enkele vroeger veel gebruikte verhoudingen, met de overeenkomstige percentages:

1.	1,00.	100 %
1 1/3.	1,33.	75,2 %
1 1/2.	1,50.	66,6 %
1 2/3.	1,66.	60,2 %
1 3/4.	1,75.	57,1 %
2.	2,00.	50,0 %
2 1/2.	2,50.	40,0 %
3.	3,00.	33,3 %
4.	4,00.	25,0 %
5.	5,00.	20,0 %

Bij vergelijking met andere of oude beschrijvingen werden de aangegeven verhoudingen tot percentages omgerekend.

- Eventuele fouten op metingen en tellingen.

Na enige training inzake de juiste of gestandarizeerde wijze van tellen van vinstralen, schubben en tanden zouden normaliter geen fouten meer mogen gemaakt worden. De praktische ondervinding heeft ons trouwens geleerd dat na het nazicht van een tiental Tilapia met toezicht, alle testpersonen deze aantallen ook korrekt konden tellen op de volgende specimens. Daar evenwel verschillende telmethodes kunnen aangewend, dit met een eventueel klein verschil rekening gehouden, bij vergelijking met oude beschrijvingen. Dit is vooral het geval voor de vinstralen, waar de laatste zachte straal bv. dubbel of enkel kan geteld worden, al naar gelang de aanvaarde telmethode. De meeste maten werden initiaal gemeten tot op 0,1 mm, een nauwkeurigheid echter veel kleiner dan de meetfout. Verscheiden testen (zoals verscheidene malen hermeten van dezelfde vis, hermeten van dezelfde vis door verschillende personen) toonden tenslotte aan dat voor de meeste maten boven 100 mm - praktisch alleen de standaardlengte en de totale lengte bij grote specimens - een nauwkeurigheid van 1,00 mm kon worden bereikt, en voor de andere maten zelfs van 0,5 mm. Om praktische redenen - vooral de eenvoud van de standaardpraktijk - werd besloten alle maten daarom op te tekenen tot 0,5 mm nauwkeurig. De relatieve fout komt daarbij echter bijna steeds op 1 % tot 3 % voor de berekende percentages. Deze werden echter niet afgerond, doch weergegeven zoals uit de berekening volgde, daar aan deze percentages geen absolute doch slechts een indicatieve waarde wordt toegekend, zoals verder zal worden uiteengezet.

Eventuele systematische fouten zoals verkeerd opmeten, onjuist aflezen, inversie van cijfers bij opschrijven, konden meestal gemakkelijk worden opgespoord bij nazicht per soort van de individuele meetbladen.

Op de eliminatie van determinatie- of observatie-fouten te wijten aan de familiariteits-faktor werd reeds gewezen bij de bespreking van de methodiek, inzonderheid bij de multi-areaal-vergelijking. Er weze hier ook vermeld dat het nagaan van een grote reeks kenmerken in vaste volgorde en

volgens een vaste kode, eveneens een zeer goed middel is om deze familiariteits-faktor te elimineren, daar deze faktor in wezen gebonden is aan de onwillekeurige selectie van één of enkele kenmerken.

- Aantal onderzochte specimens voor soortbeschrijvingen en soortstudie.

De volledige studie van één specimen met opmetingen, nazicht van kenmerken, schetsen van tanden, keelbeen en livrei, duurt 60 tot 90 minuten. Daar in het totaal bijna 10.000 Tilapia-specimens werden nagekeken, is het meteen duidelijk dat niet alle specimens op gedetailleerde wijze konden opgemeten worden. Daarom werd de volgende werkwijze toegepast (zie ook THYS, 1966, p 6-7). Het voorhanden zijnde materiaal werd eerst per soort vlug getriëerd en nagekeken waarbij vooral aandacht werd besteed aan algemene vorm, vorm van kop en snuit, tanden, kieuwdoornen en kleur of livrei. Wanneer het soortmateriaal aldus homogeen bleek, werden hieruit 10-30 specimens gekozen voor gedetailleerde opmetingen. Daarbij werd getracht specimens van beide sexen en van verschillende grootte-stadia in evenredige aantallen te kiezen, zodat een non-biased monster werd bekomen. Na de gedetailleerde studie van dit referentiemonster werd dan nagegaan of het inderdaad om een goede en homogene soortgroep ging, waarvan volgende voorwaarden werden nagegaan:

- spreiding voor de verschillende percentages niet meer of zelden meer dan 10 %, tenzij indien allometrische groei duidelijk (eventueel verder na te gaan doch alleen voor betrokken maten);
- een normale frekwentie-verdeling (of "diagramma") voor de numerieke kenmerken; indien een normale verdeling nog onduidelijk dan werden de tellingen op een groter aantal specimens verricht, tot een duidelijk beeld van de verdeling verkregen werd;
- vorm van tanden en keelbeen konstant, of zonder noemenswaardige verschillen;
- livrei- of kleurkenmerken homogeen (per grootte, sexe enz.);
- algemene vorm zonder noemenswaardige verschillen.

Indien aldus geen anomalieën werden genoteerd, werd het onderzochte materiaal als soortidentisch beschouwd. De voornaamste kenmerken of combinaties van kenmerken, vooral deze welke het onderscheid met verwante soorten toelaten, werden dan opgetekend. Deze kenmerken-combinaties werden bij de meeste soortbesprekingen (vide infra) hierna vermeld en deze bijzondere kenmerken werden bij de andere niet in detail opgemeten specimens geverifieerd. Twijfelachtige specimens werden volledig opgemeten en vergeleken. Indien aldus geen morfologische afwijkingen gevonden werden, werd het ganse materiaal als behorende tot dezelfde soort beschouwd, en een lijst van alle specimens opgemaakt. Aan de hand van deze stuklijst werd dan de geografische verspreiding van de soort nagegaan, om eventuele zoogeografische anomalieën vast te stellen. Indien noch morfologisch, noch zoogeografisch, afwijkingen werden vastgesteld, kon een soortbeschrijving worden opgesteld, met stuk-lijst en aanduiding van geografische verspreiding. Ook de bibliografische gegevens werden aan deze beschrijving getest.

Praktische ondervinding heeft echter aangetoond dat voor een eenvoudige soort met geen al te groot verspreidingsgebied, deze werkwijze met een referentie-monster van maximum 30 specimens, voldoening geeft en geen gedetailleerde naten op grotere reeksen nodig blijken. Wanneer echter problemen zoals hierboven vermeld voorkomen, dan dient het aantal in detail opgemeten specimens soms gevoelig verhoogd.

Deze kronologisch normale en eenvoudige procedure kon echter niet altijd gevolgd worden om verschillende redenen:

- te weinig specimens of te weinig goede specimens (in goede bewaringstoestand of van voldoende grote afmetingen) voorhanden;
- onvoldoende specimens gelijktijdig voorhanden; op verschillende tijdstippen, of bij latere vergelijking van specimens uit verschillende musea afkomstig opgemeten is een a posteriori verifikatie van kenmerken moeilijk of onmogelijk;
- soorten vertonen belangrijke geografische gekorreleerde morfologische verschillen, zodat dezelfde werkwijze voor verschillende gebieden dient herbegonnen, en dikwijls

- voor zeer heterogeen materiaal;
- scheiding van twee verwante soorten vergt soms of voor één gebied een zeer nauwkeurige studie van meerdere kenmerken, bv. de scheiding T.zillii - T.guineensis in de Senegal-delta (zie THYS, 1968).

Uit deze werkmethode vloeit eveneens voort, dat de aangeduide percentages of aantallen, of frekwentie-diagrammen slechts een indikatieve (als pars pro toto) en geen exclusieve waarde hebben en dit is een van de redenen waarom geen statistische verwerking van deze gegevens werd uitgevoerd. Deze wiskundige statistische verwerking werd echter vooral achterwege gelaten, daar de morfologische kenmerken als tanden-vorm, keelbeen-vorm en kleur en livrei en de zoogeografische en ekologische gegevens voor de soort-systematiek duidelijk belangrijker bleken dan de numerieke kenmerken. Het ontbreken van enige statistische verwerking van ons cijfermateriaal - in feite een onvolledig benutten van onze gegevens - mag ook niet beschouwd worden als een vermindering van de wetenschappelijke waarde van de methode voor ons morfologisch onderzoek, nl. de gestandaardizeerde opmetingen per individueel netblad. Zoals reeds eerder uiteengezet, ligt de voornaamste waarde van deze methode in het feit dat een grote reeks kenmerken in vast aantal en in vaste volgorde onderzocht worden, zodat de familiariteits-faktor kan vermeden worden, en de onderlinge vergelijking van meerdere soorten niet op bij toeval geselecteerde kenmerken berust.

- Anatomische kenmerken.

Bij de onderhavige systematische studie van de Tilapia werden naast het keelbeen, geen andere skelet-kenmerken of anatomische kenmerken aangewend of bestudeerd. Zolang de determinatie van de meeste specimens te wensen overliet, werd het nuttiger geoordeeld eerst de systematiek van deze soorten op punt te stellen op basis van uitwendige kenmerken. Onderzoek van skelet en inwendige anatomische kenmerken of subgenerieke verwantschap, werden tot een later stadium verdaagd.

- Gedragstudies en hun belang voor de systematiek.

Tijdens de laatste jaren heeft de studie van het gedrag bij de Cichlidae en vooral van de Tilapia een grote ontwikkeling genomen, en hierdoor werden uiterst belangrijke gegevens verkregen voor de systematiek, en aangaande de onderlinge verwantschap der soorten en soortengroepen. Bovendien bracht deze intensieve studie van vissen in aquaria ook de mogelijkheid de verschillende kleurenwisselingen na te gaan. Deze ethologische studies, waarvoor onvangrijke aquarium-installaties noodzakelijk zijn, hebben zich thans tot een afzonderlijke tak van de wetenschap ontwikkeld. Het was ons onmogelijk ook op dit gebied persoonlijk onderzoekswerk te verrichten. De literatuur over dit onderwerp werd echter nagegaan en met de nuttige gegevens werd rekening gehouden bij de multi-areaal- of nondimensionaal-analysen.

4. Algemeen overzicht en bespreking van het genus Tilapia en van zijn verschillende subgenera en soorten.

4.A. Algenene kenmerken en klassifikatie-overzicht van het genus Tilapia.

In de hiernavolgende bladzijden wordt een overzicht gegeven van het genus Tilapia sensu lato, d.w.z. een genus waarvan de definitie in grote lijnen overeenstemt met het begrip "Tilapia" in de betekenis die tijdens de laatste dertig jaren in de visteelt praktijk aan dit woord werd gegeven. Onze definitie is dus hoofdzakelijk een "praktische" definitie, geen theoretische zoölogische of systematische en werd opgesteld met het doel het onderscheid tussen een "Tilapia" en een "niet-Tilapia" mogelijk te maken. Bijna alle kenmerken hierna vermeld zijn uitwendige kenmerken, d.w.z. gemakkelijk te observeren voor practici. Alleen om de vorm van keelbeen en van de keeltanden te kunnen nagaan is een eenvoudige dissectie nodig.

Binnen het genus zoals hierna onschreven werden ongeveer 80 soorten als geldig weerhouden. Wij hebben gepoogd een determinatie-sleutel voor deze soorten op te stellen. Dit bleek echter uiterst moeilijk. Voor de meeste groepen van onderling sterk verwante soorten, zou de laatste trap van de sleutel bijna steeds de ganse diagnosis van iedere soort dienen te vermelden. Dit ou de sleutel dan uiterst lang, en praktisch veeleer onbruikbaar maken. Het bleek echter mogelijk met behulp van een klein aantal eenvoudige kenmerken een sleutel op te stellen, waarbij het genus Tilapia ingedeeld wordt in een vijftiental groepen met vrij duidelijke morfologische karakteristieken. Deze sleutel met voor iedere groep de lijst der soorten, wordt gegeven in het determinatie- en klassifikatie schema hierna. Sommige van deze morfologische groepen omvatten slechts één soort, doch de meeste van deze groepen omvatten een reeks van sterk onderling verwante en meestal allopatrische soorten. Met behulp van de geografische verspreiding en van de diagnostische kenmerken bij de soortbesprekingen hierna telkens aangegeven, is het aldus vrij eenvoudig binnen iedere groep tot een juiste soortdeterminatie te komen. Voor deze verschillende groepen wordt daarom geen verdere

sleutel meer aangegeven.

Deze morfologische groepen binnen het genus Tilapia lijken ons natuurlijke, d.w.z. monophyletische groepen te zijn (fig.9). Gezien het grote aantal soorten binnen het genus Tilapia sensu lato, lijkt het ons dan ook wenselijk aan deze groepen het statuut van subgenera te geven. Dit brengt met zich mede dat verscheidene nieuwe subgenera dienen voorgesteld. De namen van deze subgenera, in nieuwe combinatie of gerehabiliteerde, en de lijst van hun soorten, worden aangegeven bij het overzicht van de soorten in het determinatie- en klassifikatie-schema. De kenmerken van deze subgenera worden nadien verder besproken in systematische volgorde.

In de loop van ons onderzoek en vooral tijdens het veldwerk in Afrika, is dikwijls gebleken dat de zoölogische nomenklatuur zeer waardevol kan zijn, doch in de praktijk eerder moeilijk bruikbaar is. De gelatiniseerde wetenschappelijke namen voor genus, subgenus, soort en eventueel ondersoort vallen meestal vrij lang uit, en worden daarom door vele practici op vrij willekeurige wijze afgekort of geamputeerd. Bovendien is het onmogelijk met de bestaande zoölogische nomenklatuur een juiste aanduiding te geven voor kleine populaties, of voor soorten of rassen welke nog niet beschreven werden en nog bestudeerd worden. Wij hebben daarom gezocht naar een systeem dat aan deze moeilijkheden zou verhelpen.

Een methode gesteund op codecijfers werd onlangs voorgesteld door SHELL (1967), doch bleek in de praktijk vrij moeilijk zoniet onuitvoerbaar en vond tot nu toe geen navolging. Na verschillende systemen van afkortingen te hebben beproefd, kwamen wijzelf tot het besluit dat een soort code-afkorting, bestaande uit slechts drie letters en in hoofdletters geschreven, het meest praktische bleek. Dergelijke codes kunnen gebruikt worden zonder onderscheid voor soorten, ondersoorten of voor taxonomisch niet genoemde populaties; zij hebben bovendien het voordeel geen taxonomische waarde (of statuut) te bezitten, en aan geen nomenklatuur-regels onderworpen te zijn. Alle codes welke bij deze Tilapia-studie worden gebruikt, worden aangegeven in het klassifikatie-overzicht bij de determinatie-sleutel. Bij middel van deze codes wordt in fig.9 een overzicht gegeven van de samenhang der verschillende Tilapia-soorten en subgenera.

Genus Tilapia SMITH, 1840.

Nominale synoniemen.

Sarotherodon RUPPELL, 1852, p 21

Coptodon GERVAIS, 1853, p 80

Haligenes GUNTHER, 1859, p 471

Melanogenes BLEEKER in GUNTHER, 1862, p 272

Oreochromis GUNTHER, 1889, p 70

Pelmatochromis STEINDACHNER, 1894, p 40

Neotilapia REGAN, 1920, p 38.

De meeste van deze namen krijgen thans echter een subgeneriek statuut, zodat hierbij best ook vermeld wordt Heterotilapia REGAN, 1920, p 38, beschreven als subgenus.

Verder vermelden wij nog dat Tilapia soms vermeld werden onder de onjuiste benamingen van Sparus, Labrus, Chromis, Hemichromis en Paratilapia (zie THYS, 1964, p 39).

Morfologische kenmerken.

Het genus Tilapia sensu lato dwz. zoals tot nu toe algemeen opgevat, is een zeer ruim genus met vele subgenera. Een eenvoudige morfologische definitie is daarom niet mogelijk, doch een tamelijk uitgebreide combinatie van kenmerken dient opgegeven.

Groep van afrikaanse Cichlidae met volgende kenmerken;

- lichaam matig hoog tot matig lang; hoogte 27,5-60 % St.l.
- muil terminaal of subterminaal
- kopprofiel meestal konvex, soms konkav bij volwassen specimen, soms met achterhoofdbult
- rugvin: XI-XIX, 9-16
- anaalvin: III-VI, 7-13 (indien IV-VI doornen, dan voorlamella van het keelbeen steeds langer dan de tandenzone en meer dan 14 kieuwdoornen)
- ventraalvinnen: 1,5; externe zachte straal steeds langst; vin nooit afgerond
- staartvin: zwak afgerond tot zwak uitgehold; vliezig of dicht met schubben bedekt
- kieuwdoornen: 7-28 op benedengedeelte van eerste kieuwboog
- verhemelte boven kieuwbogen soms licht gezwollen, doch nooit met klierzakje

- schubben: cycloïd tot granulair of fijn ctenoïd, doch nooit ruw aanvoelend, groot op rug en flanken, soms klein op borst en buik
 - in longitudinale lijn: 23-38
 - op wang onder oog: 1-6 rijen
 - rond de staartsteel: 12-20 rijen
- twee zijlijnen, gescheiden door twee schubbenrijen; bovenste zijlijn vanaf operculum, licht gebogen, en evenwijdig aan de ruglijn tot onder het einde van de rugvin; onderste zijlijn op het midden van de staartsteel
- kaaktanden in rijen of banden, met volgende mogelijke schikkingen:
 - alle tanden driepuntig en in banden (in dit geval kieuwdoornen 18 of meer; onderkaak niet achteruitstaand; voorlamella van keelbeen langer dan tandenzone)
 - alle tanden driepuntig doch in rijen (in dit geval kieuwdoornen 11-12; keelbeen met lange voorlamella doch met tanden tot ver vooraan op de lamella)
 - buitentanden tweepuntig (tot konisch) en binnentanden driepuntig (tot konisch); het ontstaan van konische kaaktanden is bij sommige soorten aan afslijting te wijten, en komt dan vooral bij volwassen specimens voor en zowel bij de buiten- en binnentanden)
 - bij sommige soorten zijn de buitentanden geheel of gedeeltelijk konisch, doch dan zijn de binnentanden konisch of driepuntig met de scherpe middenpunt dominant, de maxilla is dan licht zichtbaar bij gesloten muil, en de achterste keeltanden tweepuntig, niet molariform in het midden
- keelbeen driehoekig met of zonder mediane inkeping achteraan; voorlamella kort en stevig of zeer lang en dun; tandenzone driehoekig met keeltanden stevig, tot hartvormig en met fijne keeltanden; keeltanden achteraan met 4, 3 of 2 punten ofwel zeer fijn met afgeronde punt, nooit molariform; indien met 2-3-4 punten dan zijdelings samengedrukt, deze langsheen de middenlijn soms verdikt (doch kleurpatroon dan met schuine overlangse strepen)
- kleurpatroon met twee donkere vlekken; één donkere vlek op de achterbovenhoek van het operculum; een tweede donkere

vlek op het zachte rugvindeel, vooraan en nabij de basis; deze tweede vlek, ook Tilapia-vlek genoemd, soms ook gedeeltelijk of geheel naar het stekelige rugvindeel of naar de rug verschoven; de meeste juveniele specimens hebben een duidelijke Tilapia-vlek, die bij vele soorten bij de volwassen vissen verdwenen is; flanken al of niet met verticale en horizontale strepen, of onregelmatig gekleurd; geen zilverachtige reflekterende kleuren aan de rugvin, geen eivlekken op de anaalvin.

De combinatie van kenmerken hierboven opgesomd is voor ons praktisch goed bruikbaar gebleken om de Tilapia als genus te determineren t.o.v. verwante genera. Alleen met het genus Limnotilapia kan nog een zekere verwarring gebeuren, maar dit genus kan herkend worden aan de combinatie van volgende kenmerken:

- endemisch in het Tanganika-meer
- lichaam langwerpig; hoogte max. 40 % St.l.
- staartsteel langer dan hoog
- staartvin uitgerond
- kieuwdoornen: 10-14
- buitentanden tweepuntig of konisch; en ~~buitentanden~~ driel-puntig tot konisch.

Al deze kenmerken samen laten toe het genus Tilapia te onderscheiden van de andere verwante en ontsproten genera zoals de rheofiele vormen Gobiocichla, Leptotilapia en Steatocranus, de speciale meer-vormen als Stomatepia, Barombia, Neopharynx, Cyclopharynx en Limnotilapia, en de sterk gelijkende doch misschien ontogenetisch verschillende vormen als Chilochromis en Petrochromis.

De definitie van het genus Tilapia hierboven gegeven komt in grote lijnen overeen met deze van REGAN (1920) doch met de genera Neotilapia sensu REGAN en Pelmatochromis sensu *restricto* erbij gevoegd, en inbegrepen ook een ~~dertigtal~~ soorten sinds 1920 als nieuwe Tilapia beschreven. Onze definitie houdt echter - in tegenstelling met deze van REGAN - geen of weinig rekening met inwendige anatomische kenmerken. De systematiek van de Tilapia leek ons daardoor te weinig gekend en hun morfologische variatie te groot zodat systematisch onderzoek op meestal uitwendige kenmerken voorrang kreeg en anatomisch werk tot een latere periode diende verdaagd.

Anatomische kenmerken.

De anatomie van het ganse geraamte werd beschreven door BOULENGER (1907, en in verscheidene andere publikaties^(zie fig. 8)). Het kopskelet werd meer in detail beschreven door REGAN (1920-1922) en deze gegevens werden ook nog hernomen door HOFSTEDE (1949). Alleen het keelbeen wordt hierna als skelet-kenmerk gebruikt. Een reeks alizarine-kleuringen voor skeletstudies werden door ons uitgevoerd, doch de onzekere determinatie van de meeste soorten en de vrij onzekere systematische samenhang van de soorten en soortgroepen, heeft ons doen besluiten hiermee voorlopig te stoppen, wat eveneens van toepassing is voor alle andere anatomische aspecten.

De musculaire anatomie van T. mossambica werd beschreven door BAERENDS & BAERENDS-VAN ROON (1947). De spieren van het keelbeen werden terloops aangeduid door GREENWOOD (1953).

Het spijsverteringskanaal is meestal lang tot zeer lang en is 1 tot 14 x zo lang als de standaardlengte van de vis.

Ovaria en testes zijn paar en liggen bovenaan in de buikholte. Geslachtsonderscheid is uitwendig dikwijls mogelijk op basis van de kleuren, en soms van de vorm van kop en lichaam, doch kan met grote zekerheid gebeuren naar de vorm van de genitaalpapilla. (zie LOWE, 1955)

Voedingsregime.

Van mikro-omnivoor (kleine plantendelen, wormen, insecten, plankton, detritus) tot bijna zuiver herbivoor (plantenetend; planten worden stukgetrokken met de tanden) of tot plankton en wieren grazend (epiphyte wieren worden afgegraasd) of zuiver plankton filtrerend.

Verspreiding.

Bijna gans Afrika, met uitzondering van de gebieden ten noorden van het Atlasgebergte en het uiterste zuid-westen. Ook in het Jordaan-bekken, en de westelijke rivieren van Palestina (zie kaart in THYS, 1963).

Opmerking: Het Hamburg-Museum bezit een specimen van T. zillii met de vermelding "Adana" (Zuid Turkije). Dit specimen werd echter in 1898 door een handelaar bezorgd, en is waarschijnlijk uit het Jordaan-bekken afkomstig.

De musea te Kopenhagen en Munchen bezitten beiden telkens

een specimen van T.guineensis met de vermelding "Kanarische eilanden". Deze specimens, sinds de 19e eeuw bewaard, komen waarschijnlijk uit Senegal of Gambia, daar de Kanarische eilanden in de 17e tot 19e eeuw als basis voor afrikaanse expedities werden gebruikt.

Biologie.

De meeste Tilapia-soorten leven in traag stromend of stilstaand water, alhoewel sommige soorten een vrij sterke stroming kunnen verdragen (bv. T.cameronensis), en één of een paar soorten zijn zelfs aan sterke stromingen aangepast (bv. T.rheophila). In rivieren, meren, moerassen, in zoet- en brakwater, in zoutmeren, soms ook in zee langsheen de kust. Tussen de zeespiegel en 2.000 m hoogte en van 0 tot 20 m diepte.

Bijna alle soorten verdragen 0-1 % zoutgehalte, vele soorten tot 3 %; sommige soorten of populaties tot 6-7 % zoutgehalte.

Temperatuurextrema zijn 7° C tot 42,5° C, doch sommige soorten kunnen momenteel tot 50°-70° C doorzwemmen (zie publicaties van COE en GEWALT).

pH-extrema: 3,5 tot 10,5 (het maximum voor de meeste andere afrikaanse vissen is 9,5 of 10).

De extreme waarden voor de voortplantingsperiode zijn meestal kleiner dan voor de levensvoorwaarden. Zo verdraagt bv. T.mossambica tot 7 % zoutgehalte maar is 3,5 % het maximum voor deze soort om nog tot paaien te komen.

Ethologie.

Jonge specimens zwemmen meestal in scholen; volwassen specimens tijdens de broedperiode per paren (herderssoorten) of per geslacht gescheiden in nest- en broedgebieden (meeste muilbroeders). Meestal vrij sedentair, alleen een kleine paaimigratie bij sommige muilbroeders.

Alle Tilapia-soorten vertonen een zekere broedzorg welke verscheidene stadia of graden van evolutie kan weerspiegelen zoals:

- een plek gewoon zuiveren als nestplaats, eieren klevend; jongen door ouders bewaakt
- een plek zuiveren en ombouwen tot nest; eieren klevend; jongen bewaakt door ouders

- een plek zuiveren en ombouwen tot paainest; eitjes en jongen in de muil beschermd, met volgende evolutiestadia:
 - ♂ en ♀ nemen de eitjes op
 - ♂ alleen neemt eitjes op
 - ♀ alleen neemt de eitjes op en zwemt nadien naar de broedgronden
 - ♀ neemt de eitjes na het afleggen zo vlug op dat ♂ verplicht is tot intrabuccale bevruchting.

De studie van de paai- en broedgewoonten of ethologie is sedert 1945 een bijna afzonderlijke tak van de wetenschap geworden. Hierop werd door ons niet verder ingegaan, daar geen persoonlijk onderzoek kon worden verricht. Wel werden alle bekende gegevens opgenomen in de "Annotated bibliography" en er werd ook rekening mee gehouden bij onze systematische studie, daar vele handelingen als signaalkenmerken gelden bij de soortherkenning.

Parasieten.

Verscheidene malen werd beklemtoond door LOWE dat in de meren de Tilapia merkwaardig weinig parasieten vertonen. Dit blijkt echter slechts voor niet-protozoïere parasieten waar te zijn. Grote percentages Tilapia kunnen echter bloedparasieten vertonen zoals door BAKER (1958, 1960) werd aangeduid. Verder vertonen de meeste Tilapia soms sterke infecties met Copopoden-kieuwparasieten (zie publikaties van CAPART, DAGET, vooral FRYER en MONOD). Als tussengastheer kunnen de Tilapia verder nematoden herbergen, hetzij in de buikholte (zie bv. RICARDO, BAYLIS), hetzij onder de huid (zie LOWE, DE BONT enz.), en okkasioneel ook acantocephaliden (zie FRYER en THYS, 1967) en pentastomidae (eigen observatie voor T. upembae).

Soortbegrip, soortvorming en soortstabiliteit.

Over het soortbegrip voor het genus Tilapia werd reeds eerder uitgeweid. In de praktijk dient een soort gedefinieerd naar een combinatie van morfologische kenmerken (zoals vinformules, schubben aantallen, kieuwdoornen, vorm en aantal van tanden, vorm van keelbeen en keeltanden, algemene lichaamsvorm en kleurpatroon) doch ook soms met inbegrip van biologische kenmerken, zoals de broedgewoonten, en soms zelfs van geografische gegevens.

In fluviatiel milieu lijken de Tilapia-soorten zeer stabiel, doch in meren, en vooral in meren met schommelend waterpeil of aan uitdroging onderhevig kunnen zeer vlug soortvervorming of soortverandering optreden. Volgende feiten kunnen hiertoe een illustratie vormen:

- Tilapia-muurtekeningen uit het oude Egypte vertonen geen verschil met de huidige vormen in de Nijl-delta (dus 2.500-3.000 jaar stabiliteit).
- Het Nabugabo-meer werd 4.000 jaar geleden van het Victoria-meer gescheiden, doch T.variabilis en T.esculenta vertonen in beide meren geen verschil.
- Het Kivu-meer ontstond 7-25.000 jaar geleden, doch het T.nilotica-ras uit dit meer is niet noemenswaardig verschillend van het ras uit het Edward-meer.
- De bekkens van de Lualaba en Malagarazi werden gescheiden bij het ontstaan van het Tanganika-meer, dwz. zeker één miljoen jaar geleden, doch T.upembae komt in beide bekkens voor.
- De rivieronthoofding van de Ubangi door de Kongo gebeurde vóór het laat-tertiair, doch T.zillii en T.galilaea uit Ubangi-Shari en Ubangi-Uele zijn niet verschillend.
- Fossiele Tilapia uit Uganda, daterend uit het mioceen, wijzen er duidelijk op dat de soort T.nigra destijds reeds ongeveer haar huidige morfologie vertoonde, dwz. \pm 25 miljoen jaar geleden.

Deze feiten tonen dus duidelijk aan dat de rivier-Tilapia relatief oud zijn, en een relatief grote morfologische stabiliteit bezitten. Dit is trouwens in overeenkomst met de relatief oude splitsing in subgenera, zoals uit het evolutie- en klassifikatie-schema kan worden afgeleid. De onstabiliteit of de snellere evolutie van de Tilapia onder meer-omstandigheden kan worden afgeleid van volgende feiten:

- bijna alle meren bezitten endemische Tilapia-soorten, ook de jonge meren, zoals bv. de kratermeren uit Kameroen
- enkele meren vertonen bovendien een speciesflock, nl. het Nyasa-meer en het Barombi-ma-Mbu-meer
- meren aan uitdroging onderhevig vertonen in hogere fossiele horizonten Tilapia-vormen die beduidend van de huidige meer-vormen verschillen; dit is o.m. het geval voor het Bosumtwi-

meer en het Natron-meer.

Deze feiten wijzen er dus duidelijk op dat de morfologische stabiliteit van de Tilapia plots en adaptatief in het gedrang kan komen bij duidelijke biotoops-wijzigingen. Toch zijn deze wijzigingen nog zeer langzaam, en bv. over tientallen duizenden jaren tot 1.000.000 jaren gespreid.

Levensduur.

Reeds in 1939 vermeldde NIGRELLI een T.mossambica van 7 jaar oud voor het New-York aquarium. Persoonlijke ervaring in de Antwerpse Zoo heeft echter geleerd dat deze soort tot 13-15 jaar oud kan worden. JENSEN (1959) geeft nauwkeurige cijfers voor schubbenmetingen voor de Nijl-Tilapia waaruit blijkt dat deze soorten tot 15 jaar oud kunnen worden. De groei is echter meestal sterk vertraagd na het 2e tot 4e jaar, mede door het feit dat de vissen dan intensief gaan paaien.

Hieruit kunnen we afleiden dat de meeste grote Tilapia 10-15 jaar oud worden, doch ook dat voor deze soorten een economische uitbating moet getuend zijn op een twee-jarige cyclus; indien minder namelijk geen voortplanting, indien meer dan vertraagde groei en verminderd rendement.

Determinatie en klassifikatie-schema voor het genus
Tilapia sensu lato.

- Keelbeen ongeveer even lang als breed en met voorlamella korter of bijna even lang als de tandenzone; achterste keeltanden duidelijk tweepuntig, niet verdikt achteraan of in het midden; kieuwdoornen: 7-16; kaaktanden in rijen; buitentanden tweepuntig of konisch
Sektie I

- Keelbeen ongeveer even lang als breed, en met voorlamella steeds korter dan de tandenzone; achterste keeltanden min of meer duidelijk driepuntig, soms met de achterste punt stomp of afgerond, soms zelfs vierpuntig; middenste keeltanden soms verdikt zodat de middenpunt tot een kam verbreed is; kieuwdoornen: 7-13; kaaktanden in rijen; buitentanden tweepuntig, relatief stevig doch soms stomp of afgerond door afslijting
Sektie II

- Keelbeen langer dan breed of ongeveer even lang als breed, en met voorlamella bijna steeds veel langer dan de tandenzone; achterste keeltanden tweepuntig, of met laagste punt heel klein, of heel fijn, en afgerond zonder duidelijke punt; keeltanden zeer dicht op elkaar achteraan in de tandenzone; kieuwdoornen: 12-28; kaaktanden in rijen of in vakken; buitenste tanden twee- of driepuntig.Sektie III.

N.B. Deze drie grote sekties dienen niet noodzakelijk als systematische indelingen beschouwd of geïnterpreteerd, alhoewel de feitelijke overeenkomst met de grote morfologische groepen zeer groot is.

Sektie I: Groep Tilapia sensu lato.

Sleutel tot de voornaamste soortgroepen.

- Buitentanden slank doch niet spatelvormig, tweepuntig tot bijna konisch, met diameter ongeveer gelijk over de ganse tandsteel; kieuwdoornen 7-12:
 - = 16 rijen schubben rond de staartsteel. I-A
 - = 12 rijen schubben rond de staartsteel; schubben erg gegranuleerd. I-B
- Buitentanden tweepuntig en spatelvormig met fijne steel geleidelijk verbredend naar de kroon toe; kieuwdoornen 12-16 (bij T.bilineata 10-11 doch dan staartvin doch beschubd). I-C
- Buitentanden tweepuntig in het midden van de muil en konisch op de zijanten en voor minstens 1/3 van het tandenaantal; binnentanden met drie gelijke punten bij de jonge specimens, doch met de middenpunt sterk dominant bij volwassen specimens; middenste rijen keeltanden soms iets verder van elkaar verwijderd dan op de zijanten; maxilla meestal licht zichtbaar bij gesloten muil; Tilapia-vlek soms geheel of gedeeltelijk op de rug. I-D

Overzicht van de soorten van Sektie I.

I-A: Subgenus Tilapia SMITH, 1840.

Soorten:

T. sparrmanii (SPA) type-species

T. ruweti (RUW)

I-B: Subgenus Trewavasiasia subg. nov.

Soort:

T. guinasana (GNA)

I-C: Subgenus Pelmatolapia subg. nov.

Soorten:

T. mariae (MRI) type-species

T. eisenrauti (EIS)

T. cabrae (CAB)

T. bilineata (BIL)

T. brevimanus (BRE)

I-D: Subgenus Pelmatochromis STEINDACHNER, 1895.

Soorten:

T. busumana (BUS + FOS)

en verder ook de soorten welke gewoonlijk als Pelmatochromis-soorten werden vermeld, nl.

T. (P.) buettikoferi (P. BUE)

T. (P.) ocellifer (P. OCE)

T. (P.) congicus (P. CON)

Deze laatste drie soorten worden hier niet behandeld.

Sektie II: Groepen Heterotilapia en Coptodon sensu lato.

Sleutel tot de voornaamste soortgroepen.

- Middenste keeltanden met steel duidelijk verdikt t.o.v. de laterale keeltanden, en soms met middenpunt verbreed tot een kam; buitentanden tweepuntig doch vooraan in de muil soms afgerond door afslijting, en dan spatelvormig; kleurpatroon met 6-8 duidelijke en schuin vooroverhellende dwarsstrepen op de flanken, op de kop en op de staartsteel. II-A
- Middenste keeltanden niet verdikt; buitentanden tweepuntig, niet spatelvormig; kleurpatroon al of niet met vertikale, nooit met schuine banden op de flanken;
 - = 16 rijen schubben (uitzonderlijk 15-17) rond de staartsteel. II-B
 - = 12-14 rijen schubben rond de staartsteel; snuit rond; muil praktisch onderstandig; achterste keeltanden soms gereduceerd met twee punten en een knobbeltje...
 III-C

Overzicht van de soorten van Sektie II.

II-A: Subgenus Heterotilapia REGAN, 1920.

Soorten:

T.buttikoferi BUT type-species

T.cessiana CES

II-B: Subgenus Coptodon GERVAIS, 1853.

Dit is een tamelijk omvangrijk subgenus, dat een vijftiental nauw verwante soorten omvat. De determinatie van deze soorten steunt op een soms uitgebreide combinatie van soortkenmerken, zodat een determinatietabel zeer omvangrijk zou worden. Voor de identifikatie van de soorten wordt daarom naar de soortbesprekingen verwezen.

Soorten:

T.zillii ZIL type-species

T.guineensis GNE

Tilapia sp. SPE SPE

T.walteri WAL

T.cameronensis CAM

T.nyongana NYO

T.congica CON

T.rendalli REN

T.discolor DIS

Tilapia sp. CRO

T.kottae KOT

T.deckerti DEK

T.tholloni THO

T.margaritacea MGR

T.louka LOU

II-C: Subgenus Dagetia subg.nov.

Soort:

T.rheophila REO type-species.

Sektie III: Groep Sarotherodon sensu lato.

Sleutel tot de voornaamste soortgroepen.

- Alle kaaktanden driepuntig;
 - = kaaktanden in rijen; keeltanden tot ver vooraan op de middenlamella, zodat een zeer lange tandenzone ontstaat; kieuwdoornen 11-12. III-A
 - = kaaktanden in zones, niet in rijen; keeltanden alleen op het keelbeenblok, niet op de voorlamella; kieuwdoornen 18 of meer. III-B
- Buitentanden tweepuntig (of konisch door afslijting bij volwassen specimens)
 - = buik- en borstschubben afwezig of zeer klein, veel kleiner dan de flankschubben; geen mikrokieuwdoornen. III-C
 - = buik- en borstschubben iets kleiner of van dezelfde afmeting als op de flanken; nooit de combinatie van zeer kleine buikschubben en afwezigheid van mikrokieuwdoornen;
 - x- kop groot, lichaam en vooral staartsteel langgerekt; staartsteel meestal langer dan hoog; staartvin eerder kort en dicht met kleine schubben bedekt; sexueel kleuronderscheid duidelijk uitgesproken gedurende de paaiperiode; kieuwdoornen: 17-21. III-D
 - x- bovenrand van rugvin helder (tot rood) en scherp kontrasterend met de meer donkere of gevlekte rugvin; kieuwdoornen: 18 of meer; sexueel kleuronderscheid zeer sterk uitgesproken bij het paaien; mannetje met genitaalkwast bij geslachtsrijpheid. III-E
 - x- bovenrand van de rugvin helder en scherp kontrasterend met de meer donkere of gevlekte rugvin; kieuwdoornen: 14 tot 23; sexueel dimorfisme sterk uitgesproken, vooral in de paaikleuren; volwassen mannetje met hyperontwikkelde snuit of kaken; anaaldoornen: III-VI; geen genitaalkwast. III-F

- x- bovenrand van de rugvin helder of roze-rood,
doch zonder scherp contrast met de rest van de
vin; onderste keelbeen meestal met driehoekige
tandenzone. III-G
- x- bovenrand rugvin donker (zwart of roze-rood),
doch geleidelijk verblekend naar onder toe op
de vin; sexueel dimorfisme tamelijk zwak;
- o- keeltandenzone driehoekig, keelbeen met dui-
delijk losstaande apophysen; achterste keel-
tanden tweepuntig; kieuwdoornen: 18-26. . . . III-H
- o- keeltandenzone hartvormig met de zijlobben
afgerond en de punt spits of licht afgerond;
keelbeen met apophysen die achteraan duidelijk
losstaan van het been; kieuwdoornen: 12-18
. III-I
- o- keeltandenzone hartvormig met afgeronde
punt en zijlobben; keelbeen met apophysen
zeer kort, tegen het been aangedrongen of er
bijna met versmolten; kieuwdoornen 18-28
. III-J

Overzicht van de soorten van Sektie III.

III-A: Subgenus Danakilia subgen.nov.

Soort:

T.franchettii FRA type-species

III-B: Subgenus Neotilapia REGAN, 1920.

Soorten:

T.tanganicae TAN type-species

T.karomo KRM

III-C: Subgenus Alcolapia subgen.nov.

Soorten:

T.grahami GRA type-species

T.alcalica ALC

T.amphimelas AMP

III-D: Subgenus Nyasalapia subgen.nov.

Soorten:

T.squamipinnis SQA type-species

T.karongae KRG

T.sake SAK

T.lidole LID

III-E: Subgenus Loruwiala subgen.nov.

Soorten:

T.variabilis VAR

T.upembae UPE

T.rukwaensis RUK

T.macrochir MAC type-species

T.salinicola SAL

T.angolensis ANG

T.lepidura LEP

T.schwebischi SWE

III-F: Subgenus Oreochromis GUNTHER, 1884.

SoortenSoorten:

- T.nigra sspp NGR (+ SPI) type-species
- T.percivali PER
- T.korogwe KOR
- T.hornorum HOR
- T.urolepis URO
- T.mossambica MOS
- T.mortimeri MOR
- T.andersonii AND
- T.hunteri HUN
- T.girigan GIR
- T.jipe JIP
- T.pangani PAN
- T.ruvumae RUV
- T.shirana subsp. SHI (+ CHI)
- T.placida PLA

III-G: Een groep Tilapia misschien verwant met T.nilotica (groep III-H) ofwel met de Oreochromis-groep (III-F).

Soorten:

- T.aurea subsp. AUR (+ EXU)
- T.leucosticta LEU (+ MON)
- T.esculenta ESC

III-H: Een grote soort met verscheidene subspecies.

- T.nilotica nilotica NIL
- T.nilotica eduardiana EDU
- T.nilotica cancellata CAN

III-I: Subgenus Sarotherodon RUPPELL, 1854.

Soorten:

- T.houdelotii HEU
- T.melanotheron MLT type-species
- T.nigripinnis NPI
- en misschien eveneens de soorten
- T.lohbergeri LOB
- T.linnellii LIN

T.mvogoi MVO

III-J: Een groep soorten sterk verwant met het subgenus Sarotherodon, en misschien best hierbij aangesloten, nl. de soorten:

- T.galilaea subsp. GAL
- T.gal.galilaea GAL
- T.gal.borkuana BOR
- T.gal.pleuromelas PLR
- T.gal.multifasciata MUL
- T.gal.boulengeri BOU
- T.occidentalis OCC
- T.sanagaensis SAN
- T.steinbachi STE
- T.tournieri TOU
- Tilapia sp LIB LIB
- T.caudomarginata CAU
- Tilapia sp TOM TOM

4.B. Bespreking van de subgenera en van de soorten.

Subgenus Tilapia A.SMITH, 1840.

De naam Tilapia werd in 1840 als nieuwe generieke naam geïntroduceerd door A.SMITH voor de soort T.sparrmanii, een soort die volgens onze huidige gegevens en opvattingen een eerder afgezonderde plaats inneemt in het genus Tilapia sensu lato (= sensu REGAN en ad hoc). In 1859 echter beschreef A.DUMERIL enkele nieuwe soorten welke wij thans in de subgenera Sarotherodon s.l. en Coptodon rangschikken als Tilapia, en bracht aldus ongewild een verruiming tot de morfologische definitie van het genus Tilapia. De opvatting van A.DUMERIL werd in feite overgenomen door A.GUNTHER (1862) die echter de naam Tilapia ten onrechte als synoniem van Chronis beschouwde. Veel later, in 1902, zou A.GUNTHER ook een ietwat afwijkende soort van het subgenus Pelmatochronis bij Chronis (sensu Tilapia) rangschikken. Na A.GUNTHER zou G.A.BOULENGER (1898 tot 1920) de genusnaam Tilapia weer in gebruik nemen, doch daarbij hieraan ook een veel bredere morfologische definitie geven (zie Inleiding) zodat meer dan 12 verschillende genera onder éénzelfde naam Tilapia werden samengebracht. Na een osteologische studie zou C.T.REGAN (1920) het genus Tilapia weer herleiden tot zijn huidige definitie, tenminste in grote trekken zoals hiervoor reeds uiteengezet. REGAN kwam daarbij ook tot de konklusie dat het wenselijk was het genus Tilapia in vier subgenera te verdelen, nl. Coptodon, Tilapia, Heterotilapia en Sarotherodon. Hierbij omvat Coptodon alleen T.zillii en T.busunana, en is gesteund op de versmalting met naad van de vomer en ethnoïdbeenderen, een eerder twijfelachtig kenmerk (ook TREWAVAS, in verbis). Het subgenus Tilapia omvat naast T.sparrmanii alle andere destijds reeds bekende soorten van de subgenera Pelmatochromis en Coptodon, alhoewel deze niet met naam vermeld worden. De definitie door REGAN gegeven voor het subgenus Tilapia "ethnoid free from vomer; maxillary concealed; inner edges of rami of lower jaw curved anteriorly; pharyngeal teeth slender" is tamelijk algemeen en zegt b.v. niets over de implanting, de vorm en het aantal punten van de keeltanden, en van de buitenste rij kaaktanden. Wanneer wij echter deze kenmerken nauwkeurig bestuderen, en in acht genomen de twijfelachtige waarde van de ethnoïd-vomer naad, dan lijkt het ons

onmogelijk de verschillende groepen als Tilapia, Coptodon en Pelmatolapia binnen éénzelfde subgenus onder te brengen.

In deze monografie wordt de naam Tilapia als subgenus dan ook slechts behouden voor de type-soort T.sparrmanii en voor de nauw verwante T.ruweti. De morfologische definitie van deze twee-soorten groep kan als volgt worden onschreven:

- algemene gestalte eerder klein, langwerpig, en met afgeronde snuit en kleine muil
- normaal 2, zelden 3 rijen schubben op de wang
(N.B. in Coptodon normaal 3-4)
- kieuwdoornen: 7-10 (12)
- onderste keelbeen ongeveer even breed als lang, en met korte voorlamella
- achterste keeltanden tweepuntig (tegenover driepuntig in Coptodon)
- buitentanden tamelijk slank, doch niet spatelvormig
(spatelvormig in Pelmatolapia)
- broedbiologie eerder primitief (bij T.sparrmanii wordt een harde plaats op de boden zuiver gemaakt, de eieren hieraan gekleefd, en de jongen worden slechts enkele dagen bewaakt; bij T.ruweti zijn de broedgewoonten ongekend)
- 16 rijen schubben rond de staartsteel (tegenover 12 rijen in de nauw verwante Tilapia (Trewavasias) guinasana)
- natuurlijk verspreidingsgebied beperkt tot de zuidelijke savannen.

Zoals in fig.9 gesuggereerd is, lijkt het subgenus Tilapia zowel met sommige kleine Coptodon-soorten als met de Pelmato-
chronis en de Pelmatolapia subgenera verwant.

Tilapia sparrmanii A.SMITH, 1840.

Fig. 10.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia sparrmanii A.SMITH, 1840, pl V.

Chromys moffatii CASTELNAU, 1861, p 16.

Chromis ovalis STEINDACHNER, 1866, p 761.

Tilapia fouloni BOULENGER, 1905, p 647.

Tilapia deschauenseei FOWLER, 1931, p 240.

Bespreking.

De soort T.sparrmanii is de type-soort van het genus Tilapia. Over de oorsprong van deze naam werden vele veronderstellingen geuit (zie o.a. H.MEINKEN s.d., post 1937), doch er werd uitgemaakt (zie KIRBY, 1940) dat de oorsprong hoogst waarschijnlijk te zoeken is in het woord "Tlhapi" (met click-sound) dat "vis" betekent in de taal der Bantoestammen (Baquas) nabij Boetsap, de type-lokaliteit.

Deze soort werd beschreven door A.SMITH naar een specimen afkomstig van "North of Orange river". BOULENGER (1915) voegde hieraan nadien "Namaqualand" toe, wat evenwel onjuist is. Door studie van het dagboek van A.SMITH kon KIRBY (fide BARNARD, 1948) echter aantonen dat de juiste type-lokaliteit Boetsap nabij Kuruman is.

De soort Tilapia sparrmanii is een van de gemakkelijkst te herkennen Tilapia-soorten, en kan best worden getypeerd door de combinatie van volgende kenmerken:

- algemene lichaamsvorm klein (max. 22,5 cm) en langwerpig doch niet uitgerokken
- staart met ronde achterrond
- mond klein
- buitentanden slank doch duidelijk tweepuntig en met hoofdpunt afgeknotst
- klein aantal kieuwdoornen: 8-12
- keelbeen driehoekig met korte doch duidelijke apophysen en lamella
- achterste keeltanden tweepuntig
- slechts 2, zelden 3 schubbenrijen op de wang, en wang kleiner dan oog-diameter
- formules van rug- en aarsvin (zie beschrijving)
- niet meer dan 29 schubben in longitudinale lijn

- een typisch kleurpatroon; zie beschrijvingen door THYS (1964), DUPLESSIS & GROENEWALD (1953), JUBB (1961, 1967) en JACKSON (1961).
- natuurlijk verspreidingsgebied beperkt tot de zuidelijke savanne-gebieden.

Verscheidene namen vallen binnen de synonymie van Tilapia sparrmanii; deze zijn:

Chromys moffatii CASTELNAU, 1861. Dit binomen werd uiterst bondig beschreven door CASTELNAU, en het type-specimen uit Kuruman ging verloren. BOULENGER (1911) beschouwde deze naam als een senior-synoniem voor Haplochromis philander, waarschijnlijk op basis van de ronde staartvin, zoals vermeld in de oorspronkelijke beschrijving. REGAN (1922) volgde het standpunt van BOULENGER, doch TREWAVAS (1936) sprak de mening uit dat het hier om een synoniem van T. sparrmanii zou gaan, daar het type-specimen van CASTELNAU 140 mm lang was en geen enkele Haplochromis philander langer dan 112 mm tot nu toe bekend is. Deze mening werd opnieuw betwist door BARNARD (1948) die beweerde dat bij T. sparrmanii de achterrand van de staartvin recht is. Dit is inderdaad zo bij slecht bewaarde museum-specimens, doch levende specimens hebben de achterrand van de staartvin rond. JACKSON (1961) en JUBB (1961 en 1967) hebben dit meer uitvoerig aangetoond, en deze auteurs beschouwen Chromys moffatii dan ook als synoniem van T. sparrmanii, en deze mening werd ook door ons hier aangenomen.

Chromis ovalis STEINDACHNER, 1866. Deze soortnaam werd beschreven naar één specimen van 4'' (sic) uit Angola, zonder verdere geografische aanduiding. De gedetailleerde oorspronkelijke beschrijving omvat ook een goede tekening waarop de kenmerken van T. sparrmanii en ook de Tilapia-vlek duidelijk zichtbaar zijn. Nadien beschouwde STEINDACHNER (1870) deze soortnaam als synoniem van Chromis mossambicus (thans T. mossambica). BOULENGER (1899) echter beschouwde de naam ovalis als goede soort welke hij rangschikte in het genus Tilapia. (sensu lato, anno 1899) en nabij de soorten T. sparrmanii en T. tristrani (= T. zillii). In 1901 publiceerde BOULENGER echter een nieuwe beschrijving van Tilapia ovalis, gesteund op een gemengd materiaal (T. sparrmanii + Haplochromis philander). Deze beschrijving werd hernomen door PELLEGRIN (1904) en op-

nieuw door BOULENGER (1915), en ditmaal met een tekening ge-illustreerd die duidelijk een Haplochromis philander voorstelt. Waarschijnlijk omwille van dit heterogeen materiaal beschouwde REGAN (1922) de soortnaam T. ovalis als synoniem van Haplochromis moffati. Dit werd echter gerektificeerd door TREWAVAS (1936) die duidelijk maakte dat de oorspronkelijke figuur en beschrijving van STEINDACHNER zonder twijfel een Tilapia sparrmanii betrof. Alhoewel dit eerst nog betwijfeld werd door BARNARD (1948) volgden JACKSON (1961) en JUBB (1961, 1967) de zienswijze van TREWAVAS.

Zoals reeds eerder gezegd laten de oorspronkelijke beschrijving, en vooral de tekening, hierover niet de minste twijfel. Wij volgen dan ook de zienswijze van TREWAVAS en beschouwen Chromis ovalis als een junior-synoniem van T. sparrmanii. Het type-specimen van dit binomen komt waarschijnlijk uit het Cunene of Okovango-gebied.

Tilapia fouloni BOULENGER, 1905. Beschreven naar één specimen uit het Bangwelo-meer dat zou verschillen van T. sparrmanii door een langere borstvin en een kleinere muil. Reeds in 1911 kwam BOULENGER zelf tot het besluit dat dit onderscheid niet gerechtvaardigd was, en T. fouloni werd dus in synonymie van T. sparrmanii gerangschikt, wat door alle auteurs later werd gevolgd. Het type-specimen (tot.lengte: 142 mm) werd door ons in Londen onderzocht en valt volledig binnen de morfologische intraspecifieke variabiliteit van Tilapia sparrmanii zodat aan de reeds aanvaarde synonymie niets dient veranderd.

Tilapia deschauenseei FOWLER, 1931. Beschreven naar één specimen van 150 mm lang komende uit de Botletle rivier, Beschuanaland, Okovangobekken. De goede en nauwkeurige beschrijving en de bijbehorende figuur vertonen alle typische kenmerken van T. sparrmanii zoals hierboven vermeld. Door TREWAVAS (1936) werd deze soort beschouwd als "very near and probably identical with T. sparrmanii", en deze opinie werd ook gesuggereerd door BARNARD (1948). JACKSON (1961) en JUBB (1961 en 1967) tenslotte rangschikken dit binomen gewoon in de synonymie van T. sparrmanii. Dit lijkt ons de meest logische oplossing op basis van alle morfologische en zoogeografische argumenten.

Er dient hier ook aangestipt dat de soort T.guinasana TREWAVAS, 1936 door BARNARD (1948) beschouwd werd als "doubtfully distinct from T.sparrmanii", en door JACKSON (1961) en JUBB (1961 en 1967) zelfs als synoniem hiervan werd aanzien. Wij beschouwen T.guinasana echter als goede soort, die daarom ook afzonderlijk wordt besproken (zie verder).

Het natuurlijk verspreidingsgebied van T.sparrmanii is tamelijk uitgebreid. Deze soort komt inderdaad voor in het Moero-Bangwelo-gebied, in Opper-Katanga en de Boven-Lualaba tot Kabalo, in de Boven-Kasai tot Tshikapa of Luluaburg, in de Boven-Kwango (één specimen bekend van de Frans-Jozef watervallen), in de Boven-Cuanza (één specimen door ons geïdentificeerd uit de omgeving van Malange), in het riviergebied van de Zambezi, de Okovango, de Cunene, de Limpopo in de kustzone van het Nyasa-meer, in de noord-oostelijke helft van de Orange-rivier, en in het kustgebied van Mozambique en Natal tot nabij Durban. (Kaart nr 1).

Tilapia sparrmanii komt vooral voor in ondiep water, in moerassen, en in de plantenzie van de rivieren en meren. JACKSON (1961) noteerde de afwezigheid van deze soort in de Midden-Zambezi, een zone zonder begroeiingsgordel.

Door zijn kleine afmetingen heeft Tilapia sparrmanii weinig belang voor de visteelt. Deze soort werd echter in de Kaap-Provincie (Zuid-Afrika) ingevoerd als "forage-fish" voor black-bass. Het groot aantal jongen en de weerstand aan koude temperaturen blijken hierbij gunstige factoren.

Tilapia ruweti (POLL & THYS, 1965).

Oorspronkelijke beschrijving.

Pelmatochromis

Tilapia ruweti (POLL & THYS, 1965), p 323.

Bespreking.

Deze soort werd door ons beschreven samen met Dr. POLL nadat wij beiden onafhankelijk tot de konklusie gekomen waren dat het een ongekennde soort betrof. Dr. POLL's bevindingen waren gesteund op vier specimens van Cameia in Angola. Onze gegevens daarentegen waren gesteund op één aquarium-specimen dat afkomstig zou zijn van Mwadingusha aan het Iufira-meer (Katanga). De oorspronkelijke beschrijving is gesteund op deze vijf specimens samen (zie POLL & THYS, 1965).

Deze soort werd eerst beschreven als een Pelmatochromis waarbij evenwel werd vermeld dat hierover twijfel mogelijk was. Daarbij hadden wij deze soort vergeleken, enerzijds met Pelmatochromis ocellifer BLGR, anderzijds met het genus Tilapia in het algemeen. Wij hadden toen echter de soorten van de subgenera Tilapia + Coptodon samen als typische Tilapia beschouwd, doch onze verdere onderzoekingen bleken thans aangetoond dat het hier om twee duidelijk verscheiden groepen gaat (zie determinatie-schema). Bovendien hebben andere parallele opzoekingen (zie THYS, 1968 over genus Pelmatochromis) aangetoond dat Pelmatochromis ocellifer waarschijnlijk geen goede of typische Pelmatochromis is, en dat de kenmerken in 1965 voor vergelijking aangewend (puntige buitentanden, lange buikvinnen) geen typische kenmerken van Pelmatochromis (sensu ^{STEIN DACHNER} ~~REGAN~~) zijn. Nieuwe vergelijkingen van P.ruweti met T.sparrmanii en andere Tilapia hebben ondertussen ook aangetoond dat P.ruweti waarschijnlijk het nauwst met T.sparrmanii verwant is. Om al deze redenen werd P.ruweti hier thans in het genus Tilapia gerangschikt.

Tilapia ruweti is, zoals hierboven vermeld, nauw verwant met T.sparrmanii en heeft met deze soort volgende kenmerken gemeen:

- kleine gestalte
- kleine muil
- keelbeen van dezelfde vorm, en met achterste keeltanden tweepuntig

- buitentanden slank doch niet zeer fijn
- zelfde aantallen schubben en kieuwdoornen
- gelijkaardige formules voor de rugvin

Deze soort kan echter duidelijk van Tilapia sparrmanii onderscheiden worden door volgende kenmerken:

- lichaam meer langgerekt; hoogte 53,3 - 34,8 % St.1. tegen 42 - 52 % in T.sparrmanii
- formule aarsvin: III,8-9 tegen III,9-10
- borstvin korter: lengte 21,8 - 22,7 % St.1. tegen 26,6 - 30,4 %
- minder kieuwdoornen: 7-8 tegen meestal 9-10
- algemene kleur meer geel groen tegen groen
- bovenrand van de rugvin driekleurig: oranje-rood/grijs-blauw tot wit/oranje-rood.

Vooraf dit laatste kenmerk is zeer typisch voor Tilapia ruweti.

De soort Tilapia ruweti was tot nu toe slechts bekend uit de type-lokaliteit Mwadingusha en uit Cameia en het Calundo-meer. Uit naderhand ingewonnen inlichtingen (in litt. POELMAN) blijkt echter dat het type-specimen niet te Mwadingusha zou gevangen zijn maar wel in Kiembe nabij de rivier Mwera. In literis zegt POELMAN "dans les grands marais de Kiembe, ce poisson au dire des indigènes est très commun, mais ils ne le capturent en nombre qu'au mois de février, c'est à dire quand les marais sont inondés par la petite rivière Mwera, d'où incontestablement il provient...".

Inzake de herkomst van de paratypes geeft MACHADO (zie POLL, 1967, p 297) een gelijkaardige uitleg: "Les colons et quelques indigènes prétendent que ces poissons, abondants dans les steppes inondées (en saison pluvieuse) de la région de partage du Zambèze et du Casai, laissent leurs oeufs dans la plaine quand les eaux se retirent. Ils pensent que ceux-ci résistent, enterrés, à la sécheresse et aux feux de brousse et s'éclosent après le retour des pluies. Ceci a paru improbable. Explication alternative: c'est le débordement des fleuves qui répand les poissons dans les plaines prolongeant imperceptiblement leurs vallées."

Beide waarnemingen vertonen een grote overeenkomst en bevestigen waarschijnlijk elkaar.

In 1963 werden enkele specimens van deze of van een verwante vorm ingezameld door G.BELL CROSS nabij N'chelenge in de moerassen ten zuid-oosten van het Moero-meer. Deze vissen, waarvan wij slechts vier specimens konden onderzoeken, hebben dezelfde driekleurige bovenrand als het type en de paratypes van T.ruweti, doch het lichaam is hoger en de kop groter. Bovendien blijkt er een klein verschil te bestaan in de vorm van de buitentanden, namelijk als volgt:

- N'chelenge (Moero-moerassen): koppunt afgeknotst
- Kiembe (Lufira-moerassen): koppunt matig toegespitst met binnenrand recht en buitenrand schuin
- Cameia (Opper-Zambezi-moerassen): koppunt spits met beide randen eerder gelijkmatig naar elkaar toelopend.

Gaat het hier over drie verschillende populaties die de rang van subspecies verdienen? Het huidige beperkte materiaal laat niet toe dit verder uit te diepen. Het Moero-materiaal wordt bovendien verder bestudeerd door TREWAVAS en om die reden wordt dit probleem hier niet verder behandeld. Het lijkt ons echter duidelijk dat het hier gaat om een relict-soort die alleen nog voorkomt in de moerassen langsheen de waterscheidingslijn Kongo-Zambezi, dwz in een beperkt aantal welgescheiden biotopen. ^(Kaart 1) Het uiteenvallen van een dergelijke soort in meerdere populaties lijkt ons een normaal verschijnsel.

Subgenus Trewavasia subgen.nov.

Deze naam wordt als nieuwe subgenus-naam voorgesteld voor de soort Tilapia guinasana, die aldus als enige en als type-soort geldt voor dit subgenus.

De soort T.guinasana lijkt ons zeer nauw verwant met T.sparrmanii onwille van zijn morfologische gelijkenis, (hierna besproken), en op basis van zijn gelokaliseerde en komplementaire geografische verspreiding. Door de aard van de flankschubben (grof gegranuleerd) en vooral door het aantal rijen schubben rond de staartsteel (12 tegen 16 of meer) neemt deze soort een zeer afzonderlijke plaats in binnen het genus Tilapia zodat subgenerieke scheiding van de andere soorten ons wenselijk lijkt.

Door de 12 rijen schubben rond de staartsteel verschilt T.guinasana van alle andere Tilapia met uitzondering van T.rheophila. Deze laatste soort - meer met de Coptodon-groep verwant - heeft echter stevige kaaktanden zoals bij de Coptodon-groep, twee of driepuntige keeltanden en fijn gegranuleerde of cycloïde schubben, en verschilt daardoor duidelijk van T.guinasana.

Dit subgenus wordt opgedragen aan Dr.E.TREWAVAS, specialiste van de Cichlidae en van de Tilapia, en auteur van de type-soort T.guinasana.

Tilapia guinasana TREWAVAS, 1936.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia guinasana TREWAVAS, 1936, p 72.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door TREWAVAS naar 32 specimens van het Guinas-meer ten westen van Tsumeb (Zuid-West Afrika). In de oorspronkelijke beschrijving wordt gezegd dat deze soort nauw verwant is met T.sparrmanii, doch hiervan te onderscheiden is door volgende kenmerken:

- formule rugvin: minder doornen; XII-XIV (modus XIII) tegen XIII-XV (modus XV)
- kleiner aantal stralen: 22-24 (modus 24) tegen 23-26 (modus 25)
- snuit en kop langer; ook groter preorbitaal been
- oog kleiner
- meer rijen tanden: 4-7 (tegen 3-4) bij volwassen vissen
- minder rijen schubben op de wang: 1-2 tegen 2-3.

Alhoewel deze kenmerken ons duidelijk lijken werd de geldigheid van deze soort betwijfeld door BARNARD (1948) die schrijft "very near sparrmanii" en verder "I doubt whether specimens of unknown origin could be satisfactorily separated from sparrmanii". En JACKSON (1961) en JUBB (1967) vermeldten T.guinasana gewoonlijk als synoniem van T.sparrmanii.

Wij waren in de gelegenheid een gedetailleerd onderzoek uit te voeren op een drietal paratypes van T.guinasana uit het Guinas-meer en op een goede reeks specimens uit het Otjikoto-meer, dat onderaards met het eerste meer in verbinding staat. Uit de morfologische en morfometrische gegevens van dit onderzoek (zie beschrijving) kunnen wij volgende resultaten afleiden:

- alle onderscheidingskenmerken door TREWAVAS vermeld werden duidelijk bevestigd
- T.guinasana is bovendien verschillend van T.sparrmanii door volgende bijzondere kenmerken:
 - mond breder en stomper
 - schubben in het vrijliggend gedeelte tamelijk dik en grof gegranuleerd doch niet ctenoïd (tegenover: dun, cycloïd of zeer fijn gegranuleerd)

- slechts 12 rijen schubben rond de staartsteel (tegenover 16 in T.sparrmanii)
- kleurpatroon duidelijk verschillend (zwart of particoloured zoals beschreven door TREWAVAS).

Uit dit alles blijkt duidelijk dat T.guinasana wel degelijk zeer verschilt van T.sparrmanii en alleszins als afzonderlijke soort dient beschouwd. Dat deze soort evenwel nauw met T.sparrmanii verwant is blijkt uit het lage aantal kieuwdoornen, rugstralen en doornen, en schubbenrijen op de wang, kenmerken reeds door TREWAVAS vermeld, doch bovendien ook uit de kleine gestalte (max. 137 mm lang) en uit de gelijke vorm van het keelbeen met eveneens tweepuntige tanden achteraan en uit de geografische verspreiding. De verschillen zijn echter zo duidelijk, en het kenmerk van 12 schubbenrijen zond de staartsteel is zo uitzonderlijk in het genus Tilapia (slechts in T.rheophila varieert dit aantal tussen 12-14, in de meeste soorten is het 16 konstant of 16-20) dat T.guinasana wel een zeer afzonderlijke plaats inneemt in het genus Tilapia.

T.guinasana komt voor in het Guinas-meer (zie beschrijving en andere literatuur-vermeldingen), en ook in het Otjikoto-meer, zoals blijkt uit de verzamelingen in de musea te Göteborg en Frankfurt welke wij onderzochten in 1965 en 1967. Beide populaties lijken ons morfologisch identiek. Aangezien beide meren onderaards in verbinding staan lijkt dit normaal, alhoewel het onderaardse leven van een Tilapia-soort eerder ongevoon lijkt. De onregelmatige albino-vlekking van vele specimens lijkt hiervan echter een gevolg. De vorm van de muil (stomp met brede lippen en vele kleine tanden in brede banen) lijkt er op te wijzen dat T.guinasana zijn voedsel afschraapt van de rotsen of van de harde bodem; hiermee stemt overeen dat TREWAVAS (1936) hoofdzakelijk diatomeeën vond in maag en darmen.

Over het voortplantingsgedrag werd door ROLOFF (1938 en 1939) en door VAN DEN NIEUWENHUIZEN (1963) enkele gegevens gepubliceerd.

Subgenus Pelmatolapia subgen.nov.

Deze nieuwe subgenus-naam wordt geïntroduceerd voor een vijftal allopatrische Tilapia-soorten, allen bewoners van rivieren of meren in het regenwoud, en welke naar onze mening een monophyletische groep van verwante soorten vormen. Deze soorten zijn T.mariae, T.eisentrauti, T.cabrae, T.brevimanus en T.bilineata.

Als kenmerken voor deze groep kunnen we vermelden:

- buitentanden spatelvornig, tweepuntig
- kieuwdoornen: 12-17 (uitz.: bij T.bilineata 10-11)
- onderste keelbeen ongeveer even lang als breed
- achterste keeltanden tweepuntig; middenste keeltanden op normale afstand, niet veel verder uit elkaar dan de laterale keeltanden
- kleurpatroon sterk wisselend, doch meestal kleurrijk of met sterke contrasten.

De soort T.mariae, welke morfologisch en geografisch de meest centrale positie lijkt in te nemen, wordt als type-soort aangeduid.

De naam Pelmatolapia suggereert de verwantschap van dit subgenus met de subgenera Pelmatochromis (sensu ad hoc) en Tilapia.

Tilapia mariae BOULENGER, 1899.

Fig. 11, kaart 6.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia mariae BOULENGER, 1899, p 122

Tilapia dubia LONNBERG, 1904, p 137

Tilapia meeki PELLEGRIN, 1911, p 185.

Bespreking.

De juiste diagnose van deze soort heeft vele jaren moeilijkheden opgeleverd omwille van de sterk verschillende kleurpatronen tussen jonge en volwassen vissen en tussen de nonterritoriale en territoriale fase bij de volwassen specimens, en omwille van het sterk in twee gesplitste verspreidingsgebied. Sinds de studie van R.A. WHITEHEAD (1962) die de identiteit tussen de jonge en de verschillende volwassen vormen vaststelde, lijken hierover evenwel geen problemen meer te bestaan.

De soort Tilapia mariae is gekenmerkt door:

- lichaam tamelijk hoog, snuit en staartvin eerder afgerond, mond klein
- jongen (tot ± 15 cm) met vertikale strepen, volwassen specimens (boven 15 cm) gans zwart of met vlekken op de middellijn
- buitentanden tweepuntig doch met fijne steel en asymmetrische spatelvormige hoofdpunt
- kieuwdoornen: 12-17
- keelbeen met slank voorlamella, die evenwel korter is dan de tandenzone en met achtertanden tweepuntig
- een kleine schubbenschede aan de basis van de anaalvin.

De soort Tilapia mariae werd beschreven door BOULENGER naar twee juveniele specimens uit Beneden-Nigeria. Deze beschrijving werd herhaald door PELLEGRIN (1904) en door BOULENGER (1915) aangevuld met nieuwe gegevens, eveneens voor juveniele specimens uit Zuid-Nigeria, en PELLEGRIN (1923) citeerde nadien ook het voorkomen van deze soort in Zuid-Dahomey.

De nominale soort Tilapia meeki werd beschreven door PELLEGRIN naar twee volwassen gevlekte specimens uit de lagunen van Zuid-Ivoorkust. Deze beschrijving werd herhaald door PELLEGRIN (1914, 1923) en BOULENGER (1915).

Beide nominale soorten werden nadien gesignaleerd uit Kameroen door HOLLY (1927, 1930) en PELLEGRIN (1928, 1929), uit Dahomey door DAGET (1950) en uit Ivoorkust door DAGET (1951). Slechts in 1962 zou R.A. WHITEHEAD de identiteit van de verschillende kleur-vormen bewijzen. Ondertussen was de soort T.mariae of specimens ervan echter ook reeds vermeld onder de foutieve benamingen T.microcephala, T.heudelotii, T.melanopleura en T.haugi (zie hiervoor THYS, 1966 en TREWAVAS, 1962, en de hierbij horende bibliografie).

De soort T.mariae komt eveneens voor in het Barombi-Kotto-meer aan de noorder flank van de Kameroen-vulkaan. Juveniele specimens uit dit meer werden door LONNBERG (1904) beschreven onder de naam Tilapia dubia. Deze beschrijving werd hernomen door BOULENGER (1915) en de nominale soort wordt ook vermeld voor Kameroen door HOLLY (1930). TREWAVAS (1962) beschouwde deze vorm als een subspecies van T.mariae, en als verwant met T.haugi (in feite een synoniem van T.cabrae). De vorm T.mariae dubia zou van T.m.mariae verschillen door een kleinere interorbitaal-breedte, een langere borstvin en een groter aantal schubben in de zijlijn.

Wij hebben er reeds eerder op gewezen (zie THYS, 1966) dat onze gegevens voor T.mariae specimens uit Zuid-West-Kameroen volledig de verschillende spreidingen overlappen die door TREWAVAS als typisch voor de twee subspecies werden aangegeven. Om die reden hebben wij dan ook (THYS, 1966) geen trinomenklatuur meer gebruikt voor deze soort. In de loop van 1966 bezochten wij echter het Barombi-Kotto-meer en andere naburige gebieden en konden wij ook ter plaatse een reeks vissen voor studie formoliseren. Onze cijfers geven volgende verschillen:

Cijfers TREWAVAS, 1962.

	Barombi-Kotto (3 spec., type inbegrepen)	Andere populaties (19 spec.)
Interorb. % Kopl.	34,0 - 37,4	38,5 - 48,8
Pect.vin % St.1.	39,5 - 41,0	32,0 - 38,0
Sq.1.1.	30	28 - 29 (30 in 2 spec.)

Onze gegevens (naar THYS, 1966 en nieuwe gegevens).

	Type <u>T.dubia</u>	Barombi-Kotto (15 spec.)	Ivoorkust	Z-W Kameroen (16 spec., zie THYS, 1966).
Interorb. % Kopl.	37,0	34,0 - 40,6	39,0	32,0 - 44,8
Pect.vin % St.1.	39,1	33,3 - 41,5	33,3	31,6 - 37,3
Sq.1.1.	29	29 (1x) 30 (10x) 31 (1x)	30	29 (10x) 30 (5x) 31 (1x)

De vergelijking van het cijformateriaal uit de twee bovenstaande tabellen toont aan dat:

- de interorbitaal breedte niet verschilt in beide groepen; een kleinere spreiding bij Barombi-Kotto-vorm komt overeen met de geografische beperking van het monster
- de maximale lengte van de borstvin iets groter lijkt bij de Barombi-Kotto-vorm, doch de spreidingen overlappen voor ongeveer 50-65 %
- het aantal schubben in de zijlijn dezelfde spreiding vertoont in beide groepen, doch alleen de modus is licht verschoven.

Deze verschillen in borstvin-lengte en schubbenaantal zijn echter veel te klein om een subspecifiek onderscheid toe te laten (waarbij ten minste 75 % moet kunnen gedetermineerd worden) zodat wij nogmaals tot hetzelfde besluit komen, namelijk dat trinomenklatuur voor T.mariae ongewenst is.

De soort T.mariae komt voor in de warme beboste kustzone en lagunen van Oost-Ivoorkust en West-Ghana, van Oost-Dahomey, Zuid-Nigeria en Zuid-West Kameroen tot Kribi. Dit verspreidings-^(Kaart 6) gebied vertoont een onderbreking vanaf Midden-Ghana tot Midden-Dahomey (kustzone telkens), en ondanks onze inspanningen (1966-expeditie) konden wij deze soort in dit gebied niet terugvinden. Daarbij bleek echter dat de kust-lagunen van dit gebied in een zuivere savanne-zone liggen, zonder bosgordel, en zeer dikwijls zelfs zonder mangrove-gordel, zodat de afwezigheid van T.mariae in deze zone waarschijnlijk aan een ekologische oorzaak is te wijten. Deze soort wordt trouwens door R.A.WHITEHEAD (1962) de "Black Mangrove Fish" genoemd, en de geografische verspreiding (zie kaart en THYS, 1966) schijnt eveneens op een dergelijke ecologie te wijzen.

De westelijke en oostelijke populaties van T.mariae vertonen geen morfologische verschillen. Dit lijkt er op te wijzen dat de splitsing in twee populaties van recente datum is, en waarschijnlijk te wijten is aan het ontstaan van de Dahomey-Gap in zijn huidige vorm.

Tilapia eisentrauti TREWAVAS, 1962.

Fig. 12, kaart 6.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia eisentrauti TREWAVAS, 1962, p 168.

Bespreking.

Deze kleine soort, endemisch voor het Barombi-ma-mbu-meer nabij Kumba (west Kameroen) kan herkend worden aan de combinatie van volgende kenmerken:

- lichaam tamelijk langgerekt (hoogte max. 40 % St.l.)
- staartvin vliesachtig met licht uitgesneden achterrand
- kleurpatroon: algemene kleur grijswit tot grijsgeel; een zwarte overlangse middenstreep, dikwijls onderbroken tot een onregelmatige vlekkenrij en met een duidelijke vlek aan de basis van de staartsteel, meestal een onregelmatige rij vlekken onder de basis van de rugvin; vinnen kleurloos of grijs
- interorbitaal breedte zeer klein (20,0-28,6 % Kopl.)
- buitentanden geleidelijk verbredend vanaf de basis; de nevenpunt $2/5$ tot $1/2$ van de tandbreedte; snijrand van hoofdpunt licht schuin
- kieuwdoornen: 14-17
- keelbeen driehoekig met korte medium-lange voorlamella; het tandoppervlak spits toelopend vooraan
- achterste keeltanden tweepuntig
- 2 rijen schubben op de wang.

Deze soort werd beschreven door TREWAVAS (1962) naar vijf specimens met sterk beschadigde staartvin. Wij hadden de gelegenheid in 1964 en 1966 deze soort te observeren in het Kumba-meer en meer dan vijftig stuks van deze soort in te zamelen voor verdere studie. Tevens konden wij enkele reeds sinds 1890 bewaarde specimens onderzoeken in het Museum te Berlijn. De soortkenmerken door TREWAVAS aangehaald werden hierdoor bevestigd, doch de grootte en de vorm van de staartvin konden nauwkeuriger worden vastgesteld, benevens enkele andere kleinere morfologische details. Tevens werd vastgesteld dat het keelbeen in één specimen een eerder afwijkende vorm vertoont, en er ongeveer uitziet zoals bij T. sparrmanni. Hier blijkt dus een zekere variabiliteit mogelijk (Een dergelijke variabiliteit werd

ook vastgesteld bij T.lohbergeri, een andere soort uit hetzelfde meer).

Bij de beschrijving van T.eisentrauti vermeldde TREWAVAS (1962) eveneens een dubieus specimen, zgz door MACLAREN ingezameld in het Barombi-ma-Mbu-meer. Dit specimen verschilt van T.eisentrauti door zijn grootte (136 mm tegen max.125 mm), de vorm van het keelbeen, de schuine stand van de mond, en de langere premaxillaire processus (zie fig. in TREWAVAS, 1962) doch heeft verder de meeste kenmerken gemeen met T.eisentrauti. Wij hadden de gelegenheid dit specimen te onderzoeken, en kunnen slechts de beschrijving van TREWAVAS beaamen. Om die reden hebben wij in 1964 en 1966 zeer speciaal het Barombi-ma-Mbu-meer en de omliggende meren en rivieren onderzocht, doch konden geen dergelijk specimen bemachtigen. Deze soort (indien een soort) komt zeker niet voor in de meren van West-Kameroen. Doch wij hebben tevens dienen vast te stellen dat verscheidene vindplaatsgegevens van MACLAREN onjuist waren (zo o.a. voor Barombia maclareni). Waarschijnlijk gaat het hier dus om een aberrant specimen, ofwel om een nog ongekende soort doch van ongekende herkomst.

TREWAVAS (1962) beschouwde T.eisentrauti als een geïsoleerde soort, eventueel maar twijfelachtig verwant met T.heudelotii (= sensu T.melanotheron). Het aantal kieuwdoornen, de vorm van de tanden, het keelbeen en de keeltanden, wijzen echter volgens ons meer op een verwantschap met de T.mariae-T.brevimanus-T.bilineata-groep. Anderzijds lijkt T.eisentrauti de voorloper te zijn van Stomatepia mariae uit hetzelfde meer.

Tilapia cabrae BOULENGER, 1899.

Fig. 13, kaart 6.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia cabrae BOULENGER, 1899, p 51

Tilapia haugi PELLEGRIN, 1911, p 274

Tilapia ngomoensis PELLEGRIN, 1913, p 213.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door BOULENGER (1899) naar twee volwassen specimens uit het Shiloango-bekken in Mayumbe. De meeste typische kenmerken komen duidelijk tot uiting in deze beschrijving, doch de staartvin werd beschreven en afgebeeld als rond, en dit is niet het geval daar zelfs bij de type-specimens alleen de hoeken afgerond zijn. Als typische kenmerken voor T.cabrae vermelden wij:

- tamelijk grote afmetingen wanneer volwassen (tot 370 mm)
- relatief kleine muil
- hoog en zijdelings samengedrukt lichaam
- kleurpatroon met brede groene (donkere) banden over de flanken
- buitertanden spatelvormig met kleine laterale secundaire punt, en met tamelijk stevige stelen
- keelbeen matig stevig, en met korte voorlamella
- achterste keeltanden tweepuntig, soms met een kleine derde punt
- 12-16 kieuwdoornen.

De oorspronkelijke beschrijving van BOULENGER (1899) werd nadien hernomen door BOULENGER (1901) en PELLEGRIN (1904). Nadien vermeldde BOULENGER (1910) nog nieuwe specimens uit de Cuanza-rivier (Angola) en uit Mayumbe (BOULENGER, 1912) evenwel zonder beschrijving. De nieuwe beschrijving van BOULENGER (1915) is evenwel op dit gezamenlijk materiaal gesteund.

Ondertussen werden door PELLEGRIN (resp. 1911 en 1913) twee nieuwe nominale soorten beschreven, nl. T.haugi en T.ngomoensis, beiden naar specimens uit Ngomo in het Beneden-Ogowe-gebied. Beide namen werden nadien nog vermeld voor dezelfde of nieuwe specimens door PELLEGRIN (1914) en de beschrijvingen werden hernomen door BOULENGER (1915). De naam T.haugi werd voor deze soort gebruikt door DAGET (1960) voor specimens uit het Beneden-Ogowe-

gebied, doch dezelfde auteur gebruikte kort daarop (DAGET, 1961) de naam T.cabrae voor specimens uit het kustgebied van Congo-Brazzaville, evenwel zonder beschrijving of uitleg. Tenslotte werd de naam T.haugi nog als mogelijke synoniem van T.mariae dubia geciteerd door TREWAVAS (1962), en in een ander artikel (ook TREWAVAS, 1962 in R.A.WHITHEAD) werd de mening voorop gesteld dat T.haugi zou voorkomen in de Osove en T.cabrae in Shiloango en Angola.

Reeds eerder hebben wij vermeld (zie THYS, 1964 en ook herbevestigd in THYS, 1966) dat het onderzoek van de type- en paratype-specimens van T.haugi en T.ngomoensis geen verschil met T.cabrae heeft aan het licht gebracht, en sinds 1964 beschouwen wij deze soortnamen dan ook als synoniem voor T.cabrae.

In één onzer voorgaande studies (THYS, 1964) hadden wij echter enige twijfels geuit nopens het voorkomen van T.cabrae in de Cuanza en Bengo-rivieren in Angola, doch tevens dit voorkomen uitgelegd in functie van de aanwezigheid van een stuk regenwoud op het Loanda-plateau. Sindsdien hebben wij echter deze specimens, bewaard in het British Museum (Natural History) te Londen, kunnen onderzoeken. Het betreft hier wel degelijk echte en goede T.cabrae specimens, doch de verspreiding van deze soort in Angola heeft waarschijnlijk niets te maken met het regenwoudgebied doch veeleer met het bestaan van een warme lage kustzone, met onder meer mangrove-vegetatie langsheen de kust-lagunen.

De soort T.cabrae blijkt voor te komen in de lage en warme kustgebieden van Beneden-Gabon (misschien ook vanaf Zuid Rio Muni), Congo-Brazzaville en Mayumbe, en nabij Loanda in de Cuanza-delta en kustvlakte in Angola; beide delen van deze sterk discontinue verspreiding zijn waarschijnlijk verbonden door een dunne strook langsheen de Kongolese en Noord-Angolese kust, (kaart 6) zoals enkele specimens uit Banana en Kitona blijken aan te wijzen.

Tilapia cabrae lijkt ons nauw verwant met T.mariae en verschilt hiervan hoofdzakelijk door de algemene vorm, kleurpatroon en allopatrische verspreiding. Beide soorten blijken echter dezelfde numerieke kenmerken en tandvorm te hebben.

De broedgewoonten van T.cabrae werden recent beschreven door LOUBENS (1965).

Tilapia bilineata PELLEGRIN, 1900.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia bilineata PELLEGRIN, 1900, p 276

Tilapia crassa PELLEGRIN, 1903, p 120.

Bespreking.

Deze blijkbaar zeldzame soort, tot nu toe slechts gekend door een tiental specimens, en alleen gevonden in het Midden-bekken van de Kongo-stroom, ^(kaart 6) kan worden getypeerd door de combinatie van volgende kenmerken:

- de bovenlip lichtjes uitstekend vóór onderlip, of beiden gelijk
- buitentanden spatelvormig; zijpunt klein; hoofdpunt asymmetrisch met schuine snijrand, soms met horizontale snijrand door afslijting
- klein aantal zachte stralen aan aarsvin (III,7)
- groot aantal doornen doch klein aantal zachte stralen aan rugvin (XVII-XVIII,9)
- laatste anaaldoorn steeds langer dan laatste dorsaaldoorn
- kleurpatroon meestal met donkere horizontale middenband (doch veranderlijk en waarschijnlijk onder emotionele invloed)
- kieuwdoornen: 10-11
- keelbeen driehoekig met korte doch duidelijk voorlamella en apophysen
- achterste keeltanden tweepuntig
- staartvin dicht met schubben bedekt.

De soort T.bilineata werd beschreven door PELLEGRIN (1900) naar twee specimens uit Diélé, Alima-rivier, Congo-Brazzaville. Deze beschrijving werd nadien beknopt of volledig gerekopieerd, of de specimens geciteerd door BOULENGER (1901), PELLEGRIN (1904), BOULENGER (1915) en PELLEGRIN (1930). Een beschrijving van nieuwe specimens uit Befori, Maringa-rivier, werd gegeven door ons (THYS, 1964), waarbij de meest typische soortkenmerken uit bovenstaande tabel werden vermeld. Daarbij werd tevens vermeld dat de vorm der buitentanden dezelfde is als bij T.cabrae, en de soortnaam T.crassa werd, evenwel met een zekere twijfel, als synoniem van T.bilineata aangezien.

De soortnaam Tilapia crassa werd beschreven door PELLEGRIN (1903) naar één specimen uit Diélé, dus uit de type-lokaliteit van T.bilineata. PELLEGRIN (1904) zegt trouwens zelf van deze soort "très voisine de T.bilineata. Elle s'en distingue par ses formes plus ramassées, son museau beaucoup plus court, la largeur de l'espace interorbitaire, les épines dorsales moins longues et la coloration." De beschrijving van T.crassa werd echter hernomen door PELLEGRIN (1904) en BOULENGER (1915). In 1964 (zie THYS, 1964) hadden wij echter reeds onze twijfels geuit over het specifiek onderscheid van T.crassa en T.bilineata. Sindsdien werd tot een meer gedetailleerd onderzoek van de type-specimens, ^{overgegaan} en dit gaf volgende resultaten:

	Syntypes <u>T.bilineata</u>	Type <u>T.crassa</u>
Tot.lengte	137-180 mm	169 mm
Hoogte % St.1.	40,5-41,1	46,0
Snuitl. % Kopl.	34,7-39,4	33,7
Interorb. % Kopl.	33,0-36,1	40,7
Post.dors.doorn. % St.1.	11,1-11,4	10,3
Kleurpatroon	met horizontale streep	? ontkleurd.

Hierbij dient gezegd dat het type van T.crassa klaarblijkelijk in slechte toestand is, ontkleurd en met verschrompelde lippen en snuit, zo dat aan de snuitlengte en het kleurpatroon geen belang mogen gehecht. Verder lijkt de lichaamshoogte geen signifikatief verschil daar kongolese specimens (zie THYS, 1964) voor dit kenmerk 43,9-45,1 % St.1. meten tegen 40,5-41,1 en 46,0 %, zodat deze bijna volledig de intermediaire leemte opvullen. De interorbitaal breedte lijkt ons verder tot een normale soortvariabiliteit te behoren, nl. 33,0-36,1-40,7 % Kopl. Bovendien lijkt T.crassa voor alle typische kenmerken aan T.bilineata (zie voorgaande opsomming) ook voor de numerieke gegevens, en alle drie type-specimens hebben dezelfde vorm van tanden, keelbeen en keeltanden. Wij durven daarom T.crassa gerust als synoniem van T.bilineata beschouwen.

Tilapia bilineata lijkt ons op grond van tandvorm, keelbeen en keeltanden, meest verwant met T.brevimanus en ook met T.mariae en T.cabrae.

Tilapia brevimanus BOULENGER, 1911.

Fig. 14, kaart 6.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia brevimanus BOULENGER, 1911, p 57

Tilapia savagei FOWLER, 1919, p 243.

Bespreking.

Deze eerder kleine en langwerpige Tilapia-soort uit West-Afrika kan herkend worden door de combinatie van volgende kenmerken:

- maximum lengte 218 mm, meestal kleiner
- lichaam eerder langgerekt; hoogte max. 46 % St.l. doch meestal \pm 40 % of minder
- kleurpatroon meestal met duidelijke donkere vertikale banden, soms ook met één horizontale middenstreep, of met een donkere band over de wang van het oog naar de mond
- buitentanden met fijne basis tamelijk kort doch dan eerder geleidelijk verbredend naar de punten, spatelvormig; nevenpunt \pm $\frac{1}{3}$ van de tandbreedte; hoofdpunt eerst asymmetrisch met schuine snijrand, doch na afslijting met horizontale snijrand
- kieuwdoornen: 11-17
- mikrokieuwdoornen bij volwassen specimens meestal aanwezig op vóór- en achterkant van 2e, 3e en 4e kieuwboog
- keelbeen driehoekig met korte voorlamella
- achterste keeltanden tweepuntig.

Tilapia brevimanus werd beschreven door BOULENGER (1911) naar een reeks specimens uit Portugees Guinea en hierbij werd de korte borstvin als voornaamste soortkenmerk vermeld. Deze eerste beschrijving werd nadien hernomen door BOULENGER (1915), die later - doch zonder beschrijving (BOULENGER, 1919) - ook specimens uit Sierra Leone vermeldde. PELLEGRIN (1923) bracht verder een nieuwe kopij van BOULENGER's beschrijving, en DAGET (1950) vermeldde weer nieuwe specimens uit Sierra Leone, ditmaal met enkele korte beschrijvende notas. Hierbij signaleerde DAGET eveneens dat TREWAVAS (in litt.) de soortnaam T. savagei als synoniem van T. brevimanus beschouwde. Dit werd later door TREWAVAS (1962) zelf bevestigd.

De soortnaam Tilapia savagei werd door FOWLER (1919) voorgesteld voor specimens van St Paul's River nabij Monrovia, Liberia. Na een zeer volledige beschrijving zegt FOWLER in zijn kommentaar dat deze soort verwant is met T.brevimanus, hieraan gelijkt door zijn algemene vorm, schubben-aantallen en tanden, doch er van verschilt door volgende kenmerken (met onze beknopte kommentaar tussen haakjes, zie ook de vergelijkende tabel verder in de tekst):

- een horizontale donkere lijn (= slechts een momenteel kenmerk)
- een hoger lichaam (onjuist)
- minder doornen in rugvin (onjuist)
- meer stralen in aarsvin (juist; zie verder)
- een langere borstvin (onjuist; 80-100 % Kopl. in beide populaties).

De beschrijving van T.savagei werd verder overgenomen door PELLEGRIN (1923) en gedeeltelijk door SCHULTZ (1942). Deze laatste auteur vermeldt zelfs de citaten door HUBRECHT (1881) en Steindachner (1894) van Chromis mossambicus voor de St Paul' River (Liberia) onder in de synonymie-lijst van T.savagei. Daar er nabij Monrovia echter waarschijnlijk twee andere gelijkaardige Tilapia-soorten voorkomen, nl. T.guineensis en T.louka sp.nov., lijkt het ons echter erg gewaagd deze oude vermeldingen zonder onderzoek van de desbetreffende specimens als T.brevimanus te klasseren.

Alhoewel DAGET (1950) zelf eerst de synonymie van T.savagei met T.brevimanus aanvaard had, geeft deze auteur nadien (DAGET, 1963) een beknopte beschrijving van één specimen uit de Cess-Rivier als T.savagei, waarbij deze nominale soort als intermediair tussen T.brevimanus en T.busumana wordt beschouwd. Hetzelfde specimen werd nadien echter door DAGET & ILTIS (1965) eerst vermeld als T.mariae (waarschijnlijk een zetfout), en nadien als T.brevimanus, echter zonder bijzondere beschrijving, doch met een samenvatting van de algemene soortkenmerken.

Tijdens onze 1966-West-Afrika-expeditie was het onmogelijk veldwaarnemingen te verrichten in Portugees Guinea, Guinea, Sierra Leone en Liberia, en wij hebben ons daarom moeten beperken tot een gedetailleerd morfologisch onderzoek van de bestaande museumkollekties. In de Cess-rivier hadden wij echter het

Tabel BRE - 1. Morfologische verschillen tussen drie vormen van Tilapia brevimanus.

Geografisch gebied	Portugees Guinea, West Guinea	Oost-Guinea Sierra Leone * West Liberia	Cess-Rivier
Max. lengte gekend	218 mm	146,5 mm	110mm (waarschijnlijk groter)
Hoogte in % st. 1.	32 - 46,1	35,9 - 45,1	
Kleurpatroon (vertik. strepen)	sterk gekontrasteerd bleek-donker	sterk gekontrasteerd bleek-donker	zwak gekontrasteerd algemene kleur bleek
Kieuwdoornen	$\frac{12, 13, 14, 15, 16}{5 \ 5 \ 1 \ 1 \ 1}$	$\frac{13, 14, 15, 16, 17}{? \ 3 \ 1 \ 2 \ 2}$	$\frac{11, 12, 13, 14, 15, 16}{2 \ 1 \ 2 \ 1 \ 0 \ 1}$
Mikrokieuwdoornen	steeds <u>ant</u> ; soms <u>ant/post</u> vanaf 100 mm. tot. 1.	meestal <u>ant/post</u> vanaf 57mm tot. 1.	alleen <u>ant</u> / -
Rugvin			
- formule	$\frac{XV-12, XVI-11, XVI-12, XVII-11, XVII-12}{2 \ 2 \ 7 \ 1 \ 1}$	$\frac{XV-12, XV-14, XVI-13, XVI-14}{1 \ 2 \ 9 \ 2}$	$\frac{XV-12, XV-14, XVI-12, XVI-13}{1 \ 2 \ 1 \ 3}$
- part.totaal	$\frac{XV, XVI, XVII}{2 \ 3 \ 2} / \frac{11 \ 12}{3 \ 10}$	$\frac{XV, XVI}{3 \ 11} / \frac{12 \ 13 \ 14}{1 \ 9 \ 4}$	$\frac{XV, XVI}{3 \ 4} / \frac{12 \ 13 \ 14}{2 \ 3 \ 2}$
- totaal	$\frac{27, 28, 29}{4 \ 8 \ 1}$	$\frac{27, 28, 29, 30}{1 \ 0 \ 11 \ 2}$	$\frac{27, 28, 29}{1 \ 1 \ 5}$
Anaalvin			
- formule	III, $\frac{8}{11}, \frac{9}{1}, \frac{10}{1}$	III, $\frac{8}{1}, \frac{9}{12}, \frac{10}{1}$	III, $\frac{9}{4}, \frac{10}{3}$
Schubben in longit. lijn	$\frac{30, 31}{10 \ 3}$	$\frac{29, 30, 31}{? \ 6 \ 1}$	$\frac{28, 29}{1 \ 7}$

* Gegevens van DAGET (1950), FOWLER (1919) en SCHULTZ (1942) inbegrepen.

geluk enkele jonge Tilapia te vangen welke duidelijk tot dezelfde soort behoren als het specimen vermeld door DAGET (1963) en door DAGET & ILTIS (1965). Uit het vergelijkend morfologisch onderzoek van alle museum-specimens en van onze specimens uit de Cess-rivier hebben wij volgende besluiten getrokken:

- 1) de soort of subspecies T.brevimanus kan door de kenmerken reeds eerder vermeld duidelijk gedefinieerd en ook gedetermineerd worden
- 2) de soort T.brevimanus komt voor van Portugees Guinea tot de Cess-rivier in Liberia, doch valt duidelijk in drie grote verschillende en allopatrische populaties uit elkaar; de natuurlijke geografische grenzen tussen deze populaties blijken te zijn:
 - de uitloper van het Fouta Djallon-gebergte van Labé naar Conakry in Guinea
 - de waterscheidingslijn tussen de St Paul's en John's rivieren enerzijds en de Cess-rivier anderzijds.
- 3) de morfologische verschillen tussen deze drie populaties worden gegeven in tabel BRE -1.

Zoals uit deze vergelijkende tabel BRE -1 blijkt kunnen deze drie populaties gescheiden worden op basis van het kleurpatroon, het aantal zachte rugstralen, het totaal aantal rugstralen, het aantal zachte anaalstralen en de schubben in longitudinale lijn.

Teoretisch is het dus mogelijk de soort T.brevimanus in in drie subspecies in te delen, welke zouden zijn:

T.brev.brevimanus: ten westen van de Fouta-Djallon

T.brev.savagei: ten oosten van de Fouta-Djallon tot de St John's rivier in Liberia

T.brevimanus subsp.nov.: Cess-rivier.

Er dient echter opgemerkt dat er, gelet op de relatief kleine verschillen, wel wat weinig specimens voor studie beschikbaar zijn, nl. respectievelijk 13, 14 en 8, daar waar een goed zoölogisch monster ongeveer 30 specimens zou moeten omvatten. Het beschikbaar materiaal is het kleinst in aantal voor de Cess-rivier populatie, de meest afwijkende vorm. Bovendien ontbreekt het keelbeen bij het specimen door DAGET (1963) besproken terwijl bij de meeste onzer specimens de vinnen of de schubbenbekleding beschadigd zijn. Wij achten daarom de onderverdeling

van T.brevimanus in drie subspecies en de beschrijving van een nieuwe subspecies voor de Cess-rivier, in de huidige toestand voorbarig, en beschouwen T.brevimanus dus voorlopig als één polymorfe soort met drie duidelijke, doch niet afzonderlijk genoemde rassen.

TREWAVAS (in R.A.WHITEHEAD, 1962) vermeldt T.brevimanus als verwant met T.mariae, T.haugi (in feite = T.cabrae) en T.cabrae. Op grond van de vorm van de buitentanden, het keelbeen, de keeltanden en van het aantal kieuwdoornen kunnen wij deze mening delen, doch wij beschouwen de groep-soorten T.brevimanus, T.bilineata, T.mariae en T.cabrae als sterk onderling verwant.

Subgenus Pelmatochromis STEINDACHNER, 1895.

Deze subgenus-naam werd door STEINDACHNER (1895) geïntroduceerd voor de soort P.büttikoferi als een nieuw subgenus van Paratilapia (sensu: "bijna alle afrikaanse en malagase cichlidae met puntige kaaktanden). STEINDACHNER zegt hierbij van P.büttikoferi dat: "abgesehen von der spitzen, konischen Form sämtlicher Kieferzähne unterscheidet sich diese Art dem Habitus nach so wie auch in der Körperzeichnung nicht von Chromis mossambicus (= sensu Tilapia spp.s.l.)", wat reeds duidelijk op de enge verwantschap van deze soort met de andere Tilapia wijst.

BOULENGER (1898 en 1915) zou de naam Pelmatochromis echter als genus-naam gebruiken voor bijna alle afrikaanse cichlidae met puntige kaaktanden doch verschillend van Paratilapia door het bezit van een kleine klierverdikking aan het verhemelte boven de kieuwdoornen, een kenmerk van twijfelachtige waarde en vatbaar voor zeer verschillende interpretaties zoals door ons elders aangetoond (zie THYS, 1968). Aldus bracht BOULENGER onder éénzelfde genus-naam ook soorten tesamen welke thans in de genera Tylochromis, Haplochromis, Cyphotilapia, Callochromis en Linnochromis worden geklasseerd.

Na een osteologische studie herleidde REGAN de lijst van Pelmatochromis-soorten volgens BOULENGER tot die soorten waarbij de zwakke gewrichtsapophyse voor het bovenste keelbeen uit de parasphenoïd-beenderen alleen bestaat. Aldus ontstond een morfologisch beter en juister omschreven groep. Uit één onzer voorgaande studies (zie THYS, 1968) blijkt echter dat het genus Pelmatochromis sensu REGAN nog steeds een zeer heterogene groep is, die duidelijk in verschillende subgenera uiteenvalt en waarbij de type-soort P.büttikoferi een vrij afzonderlijke positie inneemt.

Nieuwere opzoekingen, nieuw materiaal, en de verdere vergelijking van meerdere soorten voorheen als Pelmatochromis en Tilapia geklasseerd, hebben onthans tot de overtuiging gebracht dat de soort P.büttikoferi weinig of niet verwant is met de meeste andere soorten voordien als Pelmatochromis vernoemd, doch dat het mogelijk en wenselijk is deze soort met twee vroegere Pelmatochromis-soorten en één Tilapia-soort tot een vrij natuurlijke groep samen te brengen. Deze groep van

allopatrische bossoorten bestaat uit T.(Pelm.)buettikoferi, T.(Pelm.)ocellifer, T.(Pelm.)congicus en T.busumana.(kaart 5)
 Als gemeenschappelijke morfologische kenmerken, tevens dus als subgenerieke kenmerken, kunnen wij vermelden:

- algemene lichaamsbouw en vorm zoals bij Tilapia s.l.
- mikrokieuwdoornen aanwezig
- maxilla een weinig zichtbaar bij gesloten muil
- buitentanden aan kaken niet spatelvormig, tweepuntig tot konisch, doch met verscheidene overgangen of variaties, als:
 - T.busumana: tweepuntig vooraan in midden, konisch lateraal
 - T.(P.)ocellifer: meestal tweepuntig bij juveniele specimen en bijna steeds konisch bij volwassen specimen.
 - T.(P.)congicus: konisch in alle stadia.
 - T.(P.)büettikoferi:
- binnentanden driepuntig tot konisch, met volgende overgangen en variaties:
 - T.busumana: driepuntig met punten gelijk bij jongen en driepuntig met middenpunt zeer spits en sterk dominant bij adulten
 - T.(P.)ocellifer: konisch doch dikwijls met laterale bultjes (schouders) bij jonge specimen
 - T.(P.)congicus: steeds konisch.
 - T.(P.)büettikoferi:
- keelbeen ongeveer even lang als breed, en met korte voorlamella; achterste keeltanden tweepuntig met achterste punt van matig tot zeer sterk dominant; middenste rijen keeltanden iets verder uit elkaar dan de laterale rijen
- kleurpatroon: heldere bovenrand van rugvin ook voortgezet op bovenste tip van staartvin; geen zilvere weerkaatsende kleuren aan de rugvin; Tilapia-vlek aanwezig en duidelijk doch net verplaatsbare inplanting.
 - T.busumana: normaal op zacht rugvindeel, ofwel licht overlappend over de twee laatste rugdoornen
 - T.(P.)ocellifer en T.(P.)congicus: normaal of voor 1/4 tot 1/3 op de rug zelf gelegen
 - T.(P.)büettikoferi: half op rugvin en half op rugrand bij jongen, en veel groter en helemaal op bovenste rughelft bij halfwassen en volwassen specimen.

Deze subgenus-groep van vier allopatrische soorten lijkt ons een minder homogeen geheel te vormen dan de andere subgenera binnen Tilapia s.l.. Toch lijkt het ons best deze vier soorten die duidelijk onderling verwant lijken tot één enkel subgenus samen te brengen daar deze groep anders in drie subgenera zou dienen uiteen te vallen.

Tilapia busumana (GUNTHER, 1902).

Fig. 15, kaart 5.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chromis busumanus GUNTHER, 1902, p 333

Tilapia fossilis WHITE, 1937, p 51.

Bespreking.

Deze soort die alleen voorkomt in Z-W Ghana en Z-O Ivoorkust, dwz in het "Ghana-forest block", kan van alle andere Tilapia worden onderscheiden door de combinatie van volgende kenmerken:

- volwassen specimens met duidelijke doch kleine bult op het achterhoofd
- patroon van vertikale strepen op flanken dominant, vooral bij de jonge specimens
- bovenrand van rugvin wit of geel-rood, en deze kleurband verlengd over de bovenpunt van de staartvin
- buitentanden vooraan in de muil tweepuntig, matig stevig, met de hoofdpunt schuins afgeknot en slechts $2/3$ van tandbreedte; buitentanden nabij de hoeken van de muil konisch, en dit steeds voor minstens $1/3$ en soms tot $1/2$ van het aantal buitentanden
- binnentanden driepuntig, met gelijke punten bij de jongen, doch met de middenpunt sterk dominerend in de achterste rijen bij volwassen specimens
- kieuwdoornen: 9-12
- keelbeen met korte voorlamella, met de middenrijen tanden iets wijder uit elkaar en met achttertanden tweepuntig.

Deze soort werd beschreven door GUNTHER (1902) naar specimens van het Bosuntwi-meer in Ghana; de langgerekte lichaamsvorm, de achterhoofdsbult en de lange borstvin werden als typische kenmerken vermeld. Er dient hier echter reeds aangestipt dat het langgerekte lichaam wel een typisch kenmerk is van het Bosumtwiras, doch niet van de ganse soort.

De soortnaam wordt nadien vermeld als Tilapia busumana door PELLEGRIN (1903) wiens beschrijving slechts een kopij is van deze van GUNTHER. PELLEGRIN beschouwt deze soort daarbij als "alliée à T.melanopleura" waarbij hij T.melanopleura echter gebruikt als een verzamelnaam voor een reeks soorten van de

Coptodon-groep. Ook BOULENGER (1905) vermeldt T.busumana nog als afzonderlijke soort in zijn soortlijst van afrikaanse zoetwatervissen, doch in 1915 (Catalogue, Vol.III) beschouwt BOULENGER deze naam als synoniem van T.zillii.

REGAN (1920) echter vermeldt de naam busumana als behorende tot het subgenus Coptodon samen met T.zillii, doch zegt hierbij niet uitdrukkelijk dat hij T.busumana als een afzonderlijke soort beschouwt, wat evenwel uit zijn tekst kan worden afgeleid. PELLEGRIN (1923) en NORMAN (1923) sluiten evenwel T.busumana nog steeds in bij de synonymie van T.zillii. TREWAVAS (in WHITE, 1937) spreekt nadien terug van T.busumana als goldige soort, en dit werd bevestigd door TREWAVAS & IRVINE (1947). Beide laatste auteurs vermelden bovendien ook voor het eerst verscheidene specimens uit de rivieren van Z - W Ghana als T.busumana. Meerdere van deze rivier-T.busumana waren eerst door GUNTHER (1899 en 1902) als T.ogowensis en later door BOULENGER (1915) als T.melanopleura gedetermineerd. TREWAVAS & IRVINE vermelden ook voor het eerst de witte boventip aan de staartvin ("perhaps red in life"), en wijzen verder nog op een verschil in grootte tussen de rivier-specimens (tot 8 inch) en de meer-specimens (tot 6 inch). Tenslotte weze nog vermeld dat de soort T.busumana door DAGET (1962) besproken werd als verwant met T.brevimanus, volgens onze opvatting echter ten onrechte, en dat DAGET & ILTIS (1965) enkele specimens uit de Bia-rivier vermelden als licht afwijkende T.zillii.

Tijdens 1966 hadden wij de gelegenheid in Z-W Ghana en in het Bosumtwi-meer veldwaarnemingen voor deze soort te verrichten, en ook specimens voor studie in te zamelen. De studie van al onze gegevens, en de vergelijking met de specimens bewaard in Londen en Parijs, heeft geleid tot volgende konklusies:

- de soort T.busumana is duidelijk een afzonderlijke soort en is gemakkelijk te herkennen aan de kenmerken reeds hiervoor opgesomd;
- door de vorm van buiten- en binnentanden, keelbeen en keeltanden, en door de kleurtip aan de staartvin verschilt deze soort zeer sterk van T.zillii. Groepering van beide soorten in hetzelfde subgenus, zoals door REGAN (1920), lijkt ons niet verantwoord;
- binnen de soort T.busumana kan een zeer duidelijk onderscheid worden gemaakt tussen de rivier-populaties en de

populatie uit het Bosumtwi-meer zoals vermoed door TREWAVAS & IRVINE (1947). Onze cijfers en waarnemingen geven volgende voornaamste verschillen (zie tabel BUS-1).

Tabel BUS-1: vergelijkende gegevens voor de rivier- en meer-populaties van T. busumana.

	Populaties uit rivieren Bia, Offin en Birim.	Populaties uit Bosumtwi-meer.
Max. tot. lengte	225 mm	118,5 mm
Hoogte lich. % St.1.	39,1-58,5	34,6-42,4
Hoogte kop % Kopl.	87,7-100,0	96,8-111,3
Interorb. % Kopl.	22,0-28,3	26,5-33,3
Preorbit. % Kopl.	16,4-20,0	17,8-24,1
% Ø oog	56,9-86,7	63,1-106,1
Profiel kop	recht tot 120 mm	recht tot 60 mm
Bult op achterhoofd	vanaf 140 mm	vanaf 75-80 mm
Algemene lichaams- kleur (flanken)	groen-blaauw	purper-blaauw tot donker purper, zelfs bijna zwart
Kleur van bovenrand rugvin en boventip staartvin	rood bij jongen, oranje-geel bij volwassen	wit tot wit-blaauw
Achtertanden op keelbeen	tweepuntig, stevig	tweepuntig, fijn, slank.

Uit deze cijfers blijkt duidelijk dat de meer-vorm niet alleen een dwergvorm is t; o; v; de rivierpopulaties, doch hiervan ook nog verschilt door andere lichaamsverhoudingen en vooral door andere kleuren. Daar de kleuren zo typisch en konstant zijn dat een zekere determinatie hierop gebaseerd mogelijk is, mag men zich afvragen of een subspecifieke naam voor de rivierpopulatie niet zou gewenst zijn. Dit stuit echter op verscheidene principiële moeilijkheden, welke wij hierna even meer in detail bespreken.

De vorm uit het Bosumtwi-meer is ongetwijfeld de topotypische vorm, en zou dus met T. busumana dienen of mogen betiteld. De grotere vorm uit de omringende rivieren is echter klaarblijkelijk de stamvorm waarvan de meer-populatie werd afgeleid, doch voor deze rivier-vorm is tot nu toe geen wetenschappelijke naam voorgesteld. Maar WHITE (1937) signaleerde de aanwezigheid

van fossiele Tilapia ongeveer 50 voet boven de huidige waterlijn, in de flanken van de Bosumtwi-krater. Deze fossiele Tilapia komen daar voor in de klei-lagen samen met een fossiele Alestes-soort. Deze beide feiten, nl. de hoge ligging enerzijds en anderzijds de aanwezigheid van een Alestes, een typische riviervis en welke thans niet meer voorkomt, wijzen er op dat ten tijde van de fossiel-vorming het meer-biotoop ofwel nog sterk geleek op het rivierbiotoop, ofwel pas recent zijn fauna van de omliggende rivieren had ontvangen. WHITE zegt evenwel "there is no reason to believe that the fauna (dwz de fossielen) is of any great age" en geeft als waarschijnlijke datering de periode tussen het laat tertiair en recent. Uit recente opzoekingen (pers.med. S.WHITE, 1966) blijkt echter dat het meer pas recent een eerder extreme uitdrogingsperiode moet gekend hebben, doch dat thans de waterspiegel weer gestaag stijgt. Deze recente uitdroging is waarschijnlijk voor het ontstaan van de dwergvorm in het meer verantwoordelijk.

Eén van de fossiele Tilapia werd beschreven door WHITE (1937) als Tilapia fossilis. Het type-specimen is 10 cm groot, doch WHITE vermeldt ook onder dezelfde soortnaam nog andere fragmenten afkomstig van specimens tot 18-20 cm lang. Qua buitentanden, binnentanden en keeltanden en vinformules gelijkt deze T.fossilis zeer goed op T.busumana, doch het tamelijk hoge lichaam (hoogte $2 \frac{1}{3}$ tot $2 \frac{1}{2}$ x in Stand.l.; of 40-43 % St.l.) en de afmetingen van meerdere specimens wijzen eerder op de huidige rivierpopulatie.

Dit alles maakt dat er duidelijk vier oplossingen mogelijk blijken voor wat betreft de wetenschappelijke benaming van T.busumana-populaties, namelijk:

- 1) Slechts één specifieke naam, dus T.busumana, zonder subspecies. Hierbij ontstaat echter het nadeel dat de belangrijke morfologische verschillen kunnen over het hoofd gezien worden.
- 2) Slechts twee subspecies (scheiding in de tijd)
 - T.b.busumana: voor de huidige kleine meer-vorm
 - T.bus.fossilis: voor de grote fossiele meer-vorm en de huidige grote rivierform.

- 3) Drie subspecies (gescheiden in tijd en ruimte)
 - T.bus.busumana: de huidige kleine meer-vorm
 - T.bus.fossilis: de fossiele grote meer-vorm
 - T.busumana subsp.nov.?: voor de huidige grote rivier-vorm.
- 4) Twee subspecies (alleen scheiding volgens ruimte)
 - T.bus.busumana (syn.T.bus.fossilis): voor de huidige en de fossiele meer-vorm
 - T.busumana subsp.nov.?: voor de huidige grote rivier-vorm.

Tegen de oplossingen 2-3-4 pleiten op dit ogenblik de feiten dat geen juiste datering voor T.fossilis is gekend, dat het fossiele materiaal blijkbaar heterogeen is en dat het typespecimen blijkbaar veel kleiner is dan de andere beschreven specimens. Tot een nader onderzoek van deze of nieuwe fossielen mogelijk blijkt, verkiezen wij daarom ook, gezien de onzekerheid over het juiste statuut van T.fossilis, de eerste oplossing aan te kleven, evenwel met de duidelijke vermelding van de besproken morfologische verschillen. In eventuele besprekingen kunnen deze als de meer-vorm, de rivier-vorm en de fossiele-vorm betiteld worden.

Tilapia buettikoferi (STEINDACHNER, 1895) nov. comb.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Paratilapia (Pelmatochromis n. subg.) buettikoferi, STEINDACHNER, 1895, p 40

Paratilapia corbali BOULENGER, 1913, p 483.

Bemerkingen.

De hier vermelde soort was voorheen nooit als Tilapia geklasseerd, en ook nooit als dusdanig vermeld. Bovendien is deze soort, gelet op de konische buitentanden, waarschijnlijk een eter van insecten, wormen en kleine visjes, en dus zonder economisch belang voor de visteelt in vijvers. Om al deze redenen zal hier geen uitvoerige bespreking aan deze soort worden gewijd, doch wij verwijzen naar onze recente publikatie (THYS, 1968) over Pelmatochromis sensu lato.

De synonymie van P. corbali met P. buettikoferi, reeds als waarschijnlijk gesuggereerd in ons voorgaand artikel, werd door verder onderzoek bevestigd.

Tilapia ocellifer (BOULENGER, 1899) nov. comb.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Pelmatochromis ocellifer BOULENGER, 1899, p 104

Paratilapia nigrofasciata PELLEGRIN, 1900, p 353

Paratilapia dorsalis PELLEGRIN, 1902, p 419

Paratilapia longipinnis NICHOLS & GRISCOM, 1917, p 728, fig 29

Bemerkingen.

Om dezelfde redenen als hiervoor vermeld bij T. buettikoferi zal hier geen bespreking gewijd worden aan T. ocellifer en zijn nominale synoniemen, doch wij verwijzen hiervoor naar ons artikel over Pelmatochromis sensu lato (zie THYS, 1968).

Tilapia congicus (?) BOULENGER, 1897 nov. comb.

Oorspronkelijke beschrijving.

Pelmatochromis congicus BOULENGER, 1897, p 422.

Bemerkingen.

Zoals uiteengezet voor T.(P.)buettikoferi zal hier geen bespreking worden gegeven van T.(P.)congicus, doch hiervoor wordt verwezen naar één onzer vorige publikaties (zie THYS, 1968). Er dient echter aangestipt dat door het klasseren van deze soort binnen het genus Tilapia een probleem van homonymie ontstaat, daar er aldus twee soorten Tilapia congicus of congica bestaan, nl. Tilapia (Pelmatochromis) congicus BLGR en Tilapia (Coptodon) congica POLL & THYS, 1961. Verder onderzoek en vooral verdere skeletstudies reeds voorbereid dienen evenwel uit te maken of Coptodon, Tilapia en Pelmatochromis als subgenera kunnen behouden of als genera dienen beschouwd. Om die reden wordt geen nieuwe naam voor T.congica POLL & THYS, 1961 voorgesteld, doch beide soorten worden hier als congicus en congica vermeld, d.w.z. met de ongewijzigde originele spelling, en dit om een voorlopig onderscheid toe te laten.

Subgenus Heterotilapia REGAN, 1920.

De naam Heterotilapia werd als subgenus-naam voorgesteld door REGAN (1920) voor de soort T.buttikoferi omwille van de bijzondere vorm van de buitentanden en van de keeltanden. Deze kenmerken zijn zo sterk verschillend van wat bij de andere Tilapia wordt gevonden, dat een subgeneriek of zelfs een generiek onderscheid ons eerst tenvolle verrechtvaardigd leek (zie THYS, 1968). De ontdekking van T.cessiana, waar dezelfde kenmerken in minder uitgesproken mate voorkomen en die dus een overgangsvorm is tussen Tilapia en Heterotilapia, leek ons echter een aanwijzing om voor Heterotilapia het subgeneriek statuut te behouden.

Het subgenus Heterotilapia wordt thans gevormd door beide soorten T.buttikoferi en T.cessiana, en kan door volgende kenmerken worden gekarakteriseerd:

- lichaam tamelijk hoog, eerder zijdelings afgeplat
- kleurpatroon met afwisselend heldere en donkere, steeds schuin vooroverhellende strepen vanaan het oog tot op de staartvin
- muil zijdelings samengedrukt, eerder toegespitst
- maxilla gedeeltelijk zichtbaar
- buitentanden groter naar het midden van de muil toe, en bij volwassen specimen afgerond door afslijting
- middenste keeltanden matig of sterk verbreed t.o.v. de laterale keeltanden.

Al deze kenmerken, en het belang ervan worden uitvoeriger besproken in onze recente publikatie over T.cessiana en T.buttikoferi, waarnaar wij verwijzen (zie THYS, 1968). De verspreiding van het subgenus Heterotilapia lijkt beperkt tot het west-afrikaanse woudgebied. (kaart 1).

Tilapia buttikoferi (HUBRECHT, 1881).

Fig. 16, kaart 1.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chromis buttikoferi HUBRECHT, 1881, p 66

Tilapia ansorgii BOULENGER, 1911, p 376.

Bespreking.

Tilapia buttikoferi neemt in het genus Tilapia sensu lato een zeer afzonderlijke plaats in, en kan gemakkelijk herkend worden aan volgende kenmerken:

- lichaam hoog en zijdelings samengedrukt; ook snuit en muil zijdelings samengedrukt
- lange rugdoornen (zoals bij T. cossiana)
- zeven tot negen brede donkere overlangse strepen, lichtjes vooroverhellend, en doorlopend tot op de buik; de donkere (= bruinzwarte) banden breder dan de blekere (= geel-grijze) tussenruimten
- maxilla een weinig zichtbaar bij gesloten muil
- vijf tot zes rijen schubben op de wang
- buitentanden spatelvormig; nevenpunt klein of onbeduidend in middentanden, soms zelfs weggesloten, doch buitentanden steeds met afgeronde snijrand
- kieuwdoornen: 9-12
- keelbeen stevig en ineengedrongen van vorm, met massieve voorste punt, doch met voorlamella uiterst kort
- middenste keeltanden sterk verbreed en met middenpunt ontdubbeld tot een kam; achterste keeltanden driepuntig doch met de middenpunt horizontaal ontdubbeld.

Deze soort werd beschreven als Chromis buttikoferi door HUBRECHT (1881) naar enkele specimens uit de omgeving van Monrovia, Liberia. HUBRECHT's beschrijving werd als Tilapia buttikoferi hernomen en aangevuld door BOULENGER (1899) en PELLEGRIN (1903). Nadien beschreef BOULENGER (1911) meerdere specimens uit Portugees Guinea als nieuwe soort onder de naam Tilapia ansorgii zonder evenwel te vermelden hoe deze nominale soort van T. buttikoferi kan worden onderscheiden. Enkele jaren later stelde BOULENGER (1915) de naam T. ansorgii reeds in de synonymie van T. buttikoferi. Tenslotte werd deze soort nog vermeld door BOULENGER (1916 en 1919) uit Sierra Leone, door FOLLER (1919) en

1930) en SCHULTZ (1942) uit Liberia, en door FRADE & alii (1954, 1957) uit Portugees Guinea.

Het vergelijkende onderzoek van specimens uit Portugees Guinea en Sierra Leone bracht geen morfologische verschillen aan het licht. Ook nieuwe speciaens uit Republiek Guinea, voor ons en op onze aanvraag ingezameld door Dhr DE LOURNOVILLE, vallen volledig binnen de normale morfologische soort-variatic, waarbij de in bovenstaande lijst vermelde soortkenmerken steeds uiterst konstant blijven. De synonymie van P.ansorgii met T.buttikoferi lijkt ons dus tenvolle verrechtvaardigd.

Tilapia buttikoferi lijkt alleen voor te komen in de lage kustgebieden van Portugees Guinea, Republiek Guinea, Sierra Leone en Westelijk Liberia.

De soort T.buttikoferi is de type-soort van het subgenus Heterotilapia, voorgesteld door REGAN (1920). Wij hadden reeds eerder (zie THYS, 1968) de gelegenheid er op te wijzen dat dit, gelet op de zeer speciale keeltanden, tenvolle gerechtvaardigd was. Daar de soort T.cessiana echter een tussenschakel vorat met de andere Tilapia, is alleen een subgeneriek onderscheid verantwoord. Voor de verdere en volledige argumentatie hieromtrent verwijzen wij naar ons reeds eerder vermeld en hierbij gevoegd artikel (THYS, 1968).

Tilapia cessiana THYS, 1968.

Fig. 17, kaart 1.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia cessiana THYS van den AUDENABERDE, 1968, p 185.

Bespreking.

De beschrijving van deze soort werd onlangs door ons gepubliceerd, en de ontdekking van deze soort is één van de resultaten van onze 1966-F.A.O.-zending. De soort Tilapia cessiana is duidelijk te herkennen aan volgende combinatie van kenmerken:

- lichaam hoog en zijdelings samengedrukt, doch zonder achterhoofdsbult
- rugdoornen zeer lang (laatste 16,7-20,9 % St.1.)
- maxilla normaal niet zichtbaar bij gesloten muil
- 3 tot 4 rijen schubben op de wang
- kleur grijs-wit met zeven smalle blauwgrijze schuine overlangse banden
- buitentanden spatelvormig tweepuntig; de kleine laterale punt is zeer klein bij de middenste tanden, en deze verliezen soms de laterale punt door afslijting
- kieuwdoornen: 10-11 (waarschijnlijk 9-12)
- keelbeen driehoekig, stevig, met korte voorlamella; middenste keeltanden iets steviger en dikker dan de zijtanden; achterste keeltanden driepuntig.

Deze soort, waarvan de natuurlijke verspreiding waarschijnlijk beperkt is tot de Cess-rivier, werd verder uitvoerig beschreven in ons recent artikel (THYS, 1968) hierbij gevoegd waarnaar verder wordt verwezen voor de volledige morfologische kenmerken en de stuklijsten.

Ook de mogelijke verwantschap van T. cessiana met T. buttikeri en met andere Tilapia-soorten wordt in dit artikel besproken. Daaruit blijkt dat T. cessiana best met T. buttikeri in éénzelfde subgenus, nl. Heterotilapia, wordt verenigd, maar dat T. cessiana eigenlijk een overgangsvorm is tussen de meer normale Tilapia van de Coptodon-groep en de soort T. buttikeri met sterk vervormde middenste keeltanden.

Subgenus Coptodon GERVAIS, 1853.

De naam Coptodon werd in 1853 door GERVAIS voorgesteld voor de soort T.zillii. DUMERIL (1859) vermoedde dat deze soort net Tilapia sparrmanii zou verwant zijn, doch trok geen besluit betreffende de status van Coptodon. GUNTHER (1862) beschouwde Coptodon als een twijfelachtig synoniem van het genus Sarotherodon, dat hier thans als een zeer verschillend subgenus van Tilapia wordt beschouwd, en BOULENGER (1899 tot 1915) klasseerde Coptodon gewoon als een synoniem van Tilapia. REGAN (1920) zou Coptodon als een subgenus van Tilapia revalideren, echter alleen voor de soorten T.zillii en T.busumana, en op basis van de versmelting met blijvende naad van de vomer en ethmoïd-beenderen. Zoals reeds eerder uiteengezet is dit kenmerk echter van een twijfelachtige waarde, en in onze vorige studies (THYS, 1963 en 1964) hadden wij Coptodon dan ook gewoon als synoniem van Tilapia beschouwd (sensu Tilapia + Trewavasias + Pelmatolapia + Dagetia + Pelmatochromis partim).

Verdere studie heeft echter aangetoond dat bij T.zillii en bij alle soorten hier als Coptodon geklasseerd, de achterste keeltanden 3-4 punten hebben, daar waar de andere subgenera hierboven vermeld duidelijk tweepuntige achterste keeltanden bezitten, met uitzondering van Dagetia dat echter sterk afwijkt door een lager aantal schubbenrijen rond de staartsteel (zie verder). Deze Coptodon soorten (zie lijst bij overzicht en sleutel) hebben bovendien meerdere kenmerken gemeen, vormen een tamelijk talrijke groep van meestal allopatrische soorten, zodat we hier gerust mogen spreken van een natuurlijke groep. Het leek ons daarom best Coptodon als subgenus te behouden voor de grote groep van de planten etende Tilapia. De meest typische kenmerken van deze groep zijn:

- muil matig groot; maxilla verborgen, meestal tot onder oogrand reikend
- buitenste kaaktanden tweepuntig, ~~stevig~~ tot matig stevig, maximum 80 (normaliter minder dan 60) in de buitenste rij
- kieuwdoornen: 8-12
- onderste keelbeen driehoekig, ongeveer even lang als breed, met stevige apophysen, en met korte voorlanella
- keeltandenvlak driehoekig, de volledige oppervlakte van het keelbeen bestrijkend

- achterste keeltanden drie- tot vierpuntig
- 16 rijen schubben rond de staartsteel
- voedingsregime: plantenetend (maaginhoud bestaat bijna steeds voor 80-95 % uit resten van hogere planten)
- broedzorg: meestal herdersoorten met duidelijke nestbouw en jongenzorg (één uitzondering: T.discolor doet waarschijnlijk aan muilbroeden)
- verspreiding: in zoet- en brakwater (zie maps 2-3-4), afwezig in Oost-Afrika ten oosten van de Graben.

De meeste soorten van de Coptodon-groep zijn volledig allopatrisch, slechts T.nargaritacea en T.tholloni komen samen voor met respectievelijk T.nyongana en T.congica, doch de twee eerstgenoemde soorten zijn eerder afwijkende soorten, en hebben de buitentanden b.v. veel slanker dan bij de andere Coptodon-soorten.

Tilapia zillii (Gervais, 1848).

Fig. 18, kaart 2.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Acorina zillii Gervais, 1848, p 53

Halipenes tristrani Günther, 1859, p 471

Tilapia melanopleura Dumeril, 1859, p 252

Chromis andreae Günther, 1864, p 492

Chromis coeruleomaculatus De Rochebrunne, 1880, p 166

Chromis faidherbi De Rochebrunne, 1880, p 167

Chromis menzalensis Mitchell, 1895, p 13

? Tilapia christyi (Non Boulenger, 1915) Boulenger, 1920, p 37

Tilapia sparrmanii var. multiradiata Holly, 1930, p 188

Tilapia sharicensis Fowler, 1949, p 273.

Bespreking.

Deze soort behoort tot de Coptodon-groep, en kan van andere soorten van deze groep vooral onderscheiden worden door de algemene kleur, alhoewel ook kleine numerieke verschillen aan het licht treden. Als voornaamste soortkenmerken citeren wij dus:

- buitentanden stevig, tweepuntig; slechts een weinig versmald aan de basis; hoofdpunt met horizontale of slechts licht schuine snijrand
- binnentanden driepuntig met gelijke punten
- kieuwdoornen: 8-11
- keelbeen driehoekig met korte, stevige voorlamella en apophysen
- achterste keeltanden driepuntig niet verdikt
- lichaam tamelijk hoog (tot 55 % St.l.)
- kopprofiel tamelijk schuin aflopend vanaf predorsale zone in rechte lijn tot aan de muil
- snuit tamelijk spits puntig
- bovenlip groen-grijs; onderlip wit
- algemene kleur meestal groen-grijs dominant, met 6-8 onregelmatige smalle overlangse banden; en meestal (vooral na dood of fixatie) een zwarte smalle overlangse middenstreep; bovenrand rugvin rood aangelopen; zachte rugvin en staartvin met een netwerk van witte vlekken
- rugvin met formule XV-12 dominant.

De soort T.zillii werd door GERVAIS (1848) beschreven als Accrina zillii naar enkele specimens uit Touggourt in Zuid-Algerië. Jammer genoeg gingen de type-specimens waarschijnlijk verloren. In de oasis van Touggourt komen echter niet veel vissoorten voor, en slechts drie Cichlidae, nl. Homichromis bimaculatus, Haplochromis desfontainesii en één Tilapia welke met de oorspronkelijke beschrijving van Accrina zillii overeenkomt. Aldus kan topotypisch materiaal zonder twijfel worden aangewezen en onderzocht zodat over de juiste soortdefinitie weinig twijfel kan rijzen.

De soort T.zillii werd door GERVAIS (1853) enkele jaren later reeds in een nieuwe genus Coptodon geklasseerd, en VALENCIENNES (1858) zette deze soort zelfs in een marien genus Glyphisodon. DUMERIL (1859) vermoedde dat Coptodus (sic) zillii met het genus Tilapia verwant was, doch kon zich wegens gebrek aan specimens geen juiste idee vormen. GUNTHER (1862) klasseerde T.zillii evenwel met een vraagteken erbij in het genus Sarotherodon, een genus gevormd door RUPPELL (1854) voor een Tilapia van een gans andere groep nl. T.melanotheron, groep die thans als subgenus wordt erkend. BOULENGER (1899 en later) tenslotte plaatste T.zillii in het genus Tilapia en sindsdien werd de generieke klassering van deze soort niet meer gewijzigd. De naam Coptodon werd door REGAN (1922) evenwel terug als subgenus voorgesteld.

De juiste kennis van de morfologie en de morfologische variabiliteit van T.zillii heeft ongeveer gelijke tred gehouden met de generieke systematische tribulaties van deze soort. In algemene lijn kunnen we echter vaststellen dat de soortdefinitie en omschrijving niet meer werden gewijzigd of belangrijk gewijzigd sinds de uitvoerige beschrijving met tekening door BOULENGER (1907).

Tilapia zillii kent een zeer grote verspreiding en komt voor in Zuid-Algerië en Zuid-Marokko, in verscheidene oasis van de Sahara, in de Senegal-rivier, de Niger-Benoué, de Sassandra en Bandama-rivieren in Ivoorkust, het Volta-bekken in Ghana, het Tchaad-meer en Tchaad-bekken, de Ubangi-Uele-Ituri in Kongo, het Albert-meer, de Nijl, het Rodolf-meer en het Jordaan-bekken. Het is duidelijk dat het hier telkens gaat om rivieren of meren die ofwel geheel, ofwel voor een groot

deel, in de noordelijke savanne-gebieden zijn gelegen, alhoewel de soort lokaal ook wel in het bos binnen dringt, echter nimmer zeer ver. In het Kongo-bekken blijft deze soort beperkt ten noorden van de lijn Banzyville-Stanleystad, en blijft dus duidelijk weg uit het echte moerassige woudgebied.

Het enorme verspreidingsgebied van T.zillii is echter maar vrij recent in zijn volledige uitgestrektheid bekend. Zo vermeldde BOULENGER (1907) slechts de Nijl, de meren Albert en Rodolf, de Niger en Tchaad- en Jordaan-bekkens en de Algerijnse Sahara. In 1915 voegde BOULENGER (1915) hieraan Ubangi toe, en ook "Gold Coast" maar dit was gesteund op de onjuiste synonymie van T.busumana. PELLEGRIN (1923) voegde geen nieuw element toe aan de verspreiding van T.zillii doch vermeldde in 1929 ook Zuid-Marokko. TREWAVAS & IRVINE (1947) vernoemen de ganse boven vermelde verspreiding, doch daarbij ook "from Sierra Leone to Niger" wat evenwel voor een groot gedeelte op T.guineensis specimens is gesteund. DAGET (1947) vermeldt deze soort ook voor de Senegal-rivier, en DAGET & ILTIS (1965) voor de Bandama en Sassandra-rivieren in Ivoorkust; de vermelding van T.zillii door DAGET & ILTIS (1965) voor de Bia-rivier is te wijten aan een onjuiste determinatie van enige T.busuma^{ne}-specimens.

Verscheidene nominale synoniemen werden beschreven voor diverse populaties of specimens van T.zillii, nl.:

- Haligenes tristrani werd beschreven door GUNTHER (1859) voor specimens uit Touggourt, dus uit de type-lokaliteit zelf van T.zillii, een oase waar zoals gezegd slechts drie duidelijk verschillende Cichlidae voorkomen. Deze soortnaam tristrani werd nadien eerst bij Chromis ondergebracht door GUNTHER (1862) en nadien bij Tilapia door BOULENGER (1898). In 1899 stelde BOULENGER echter deze naam in de synonymie van T.zillii, gevolgd door PELLEGRIN (1903) en alle andere auteurs sindsdien.

- Tilapia melanopleura werd door DUMERIL (1859) beschreven uit "Senegal" zonder verdere gegevens over de herkomst. In een recent artikel hebben wij aangetoond dat dit waarschijnlijk de omgeving van St Louis is. Door PELLEGRIN (1903) werd de naam T.melanopleura nadien ten onrechte voor vele specimens van T.guineensis gebruikt, en bovendien als senior-synoniem gesteld voor verscheidene andere duidelijk verschillende en geografisch gescheiden soorten. Dit veroorzaakte één der belangrijkste

verwarringen in de Tilapia-systematiek. In onze vorige studies (THYS, 1963, 1964 en 1966) hadden wij reeds de gelegenheid hierop te wijzen en trapsgewijze de nodige rektifikaties aan te brengen. Tijdens onze 1966-expeditie tenslotte bezochten wij St Louis, de type-lokaliteit van T.melanopleura, speciaal om er de Tilapia te bestuderen. Uit de analyse van onze veldgegevens en laboratorium-opzoekingen (zie THYS, 1968) blijkt nu overduidelijk dat T.melanopleura als synoniem van T.zillii dient beschouwd.

- Chromis andreae werd door GUNTHER (1864) beschreven voor specimens uit het Galilea-meer. LORTET (1883) en TRISTRAM (1884) vernoemen deze naam nog als afzonderlijke soort, doch BOULENGER (1899) maakte reeds uit dat het hier goede T.zillii betrof, hierin gevolgd door PELLEGRIN (1903) en alle andere auteurs sindsdien. Dit werd na kritische studie opnieuw bevestigd door TREWAVAS (1942).

- Beide soortnamen Chromis coeruleomaculatus en Chromis faidherbi werden beschreven door DE ROCHEBRUNNE (1880 en 1883) naar specimens of tekeningen ervan uit Senegal. De beschrijvingen van DE ROCHEBRUNNE getuigen van een rijke fantasie, en het is reeds tamelijk moeilijk een Tilapia te herkennen in de soms eigenaardige illustraties. Naar ons weten zijn geen type-specimens bewaard van deze soorten. BOULENGER (1899) beschouwde beide soortnamen als Tilapia-soorten, en zegde van de tweede "near to T.zillii". PELLEGRIN (1903) zette beide namen in de synonymie van T.melanopleura (sensu PELLEGRIN, zie hierboven). De weinige beschikbare of betrouwbare elementen uit de beschrijvingen, zoals de spitse snuit of de dominante groene kleur, doen ons vermoeden dat het hier om synoniemen van T.zillii gaat.

- Chromis menzalensis MITCHELL, 1895 werd beschreven naar specimens uit het Menzaleh-meer in de Nijl-delta. Reeds enkele jaren later stelden BOULENGER (1901) en PELLEGRIN (1903) vast dat het hier om T.zillii ging.

- Tilapia christyi werd oorspronkelijk door BOULENGER (1915) beschreven naar vier specimens van T.rendalli uit Stanleydam, alhoewel slechts één specimen vernoemd werd. De beschrijving werd later (BOULENGER, 1920) hernomen als "species nova" en ditmaal werden ook enkele specimens uit Avakubi, in Ituri vernoemd.

Deze en andere specimens werden door ons onderzocht, en de Avakubi-specimens bleken duidelijk T.zillii te zijn zodat de tweede beschrijving "partim" bij de synonymie van T.zillii dient geplaatst. Daar echter alleen de eerste beschrijving als geldig telt, is T.christyi geen echt nominaal synoniem van T.zillii. Voor meer over dit bijzonder geval wordt verwezen naar ons afzonderlijk artikel hierover (THYS,1960).

- De varieteitsnaam Tilapia sparrmanii var. multiradiata werd door HOLLY (1928) beschreven voor enkele kleine specimens uit Fort-Archambault, en deze naam werd nadien door dezelfde auteur (HOLLY,1930) tot soortrang verheven, voornamelijk op grond van de geografische diskontinuiteit met T.sparrmanii. De beschrijving door HOLLY (1928) gegeven stemt zeer goed overeen met juveniele T.zillii. Toch hebben wij nog enige twijfels hieromtrent gekoesterd, en zo drukten wij in 1966 (zie THYS,1966) nog het vermoeden uit dat het hier om een soort verwant met T.margaritacea en T.tholloni zou gaan. ELACHE (1965) gaf echter een nieuwe beschrijving gesteund op een reeks kleine specimens die van T.zillii zouden verschillen door de kleur van de staartvin. De numerieke kenmerken overlappen echter volledig met deze van T.zillii en het kleurpatroon beschreven is typisch voor juveniele T.zillii. Bovendien zou het voorkomen van een sibling species van T.zillii in het Tchaad-bekken, in het licht van onze huidige gegevens en kennis over de biografie van de Tilapia, zeer onwaarschijnlijk zijn. Alhoewel wij jammer genoeg niet persoonlijk de types van T.multiradiata konden onderzoeken, durven wij deze naam toch, op grond van wat werd uiteengezet, als synoniem van T.zillii rangschikken.

- Tilapia shariensis tenslotte werd door FOWLER (1949) beschreven naar specimens uit Bahr Sara, Tchaad-bekken, doch deze naam werd door ELACHE (1965) in de synonymie van T.zillii gezet. De beschrijving door FOWLER geeft geen noemenswaardig onderscheid aan, en op grond van wat hierboven gezegd werd voor T.sparrmanii var. multiradiata, kunnen wij deze synonymie tenvolle beamen.

Vermelden wij nog hier dat de soort T.busumana door BOULANGER (1915) als synoniem van T.zillii werd aanzien, doch nadien door REGAN (1920) en TREWELVAS (in WHITE,1937) werd

gerehabiliteerd. Specimens van deze soort werden echter nog als T.zillii gedetermineerd door DAGET & ILTIS (1965).

De soort T.zillii vertoont een grote morfologische stabiliteit doorheen het ganse verspreidingsgebied. Alhoewel het kleurpatroon sterk kan wisselen onder emotionele invloed, blijven de dominante groene kleur, de bleke onderlip, de horizontale zwarte middenstreep en de gevlekte staartvin steeds zeer typische kenmerken. De spitse snuit is ook een zeer goed kenmerk. De lichaamshoogte blijkt licht veranderlijk en zo meldde GREENWOOD (1957) dat de specimens uit het Albert-meer een hogere rug hadden. Dit verschil werd ook door ons vastgesteld tussen specimens uit Ubangi-Uele en het Albert-meer. Doch ook in de Senegal-delta kan T.zillii een zeer hoge rug vertonen (tot 55 % St.l.), en dit lijkt dus veeleer een konditiefactor. De rugvin-formule, en andere vinformules vertonen, in tegenstelling met T.guineensis, een grote stabiliteit zoals blijkt uit tabellen ZIL-1 en ZIL-2. Vooral bij de rugvin-formule lijkt XV-12 een zeer konstante modus.

T.zillii werd op vele plaatsen beproefd voor de visteelt. Voor wat betreft Brits Oost Afrika, Zuid Oost Azië en Oceanië zijn de meeste specimens daarbij afkomstig uit het Albert-meer via Uganda. Te Yangambi en Bambesa in Kongo drong deze soort binnen in visvijvers met T.rendalli (gekweekt onder de naam T.melanopleura) en resultaten zijn daarom verspreid onder de namen T.melanopleura, T.christyi en T.zillii. Pootvisjes van T.zillii werden waarschijnlijk samen met deze van T.rendalli uit Yangambi naar Yaoundé, Kameroen, uitgevoerd (zie LETOUZEY, 1954; DAGET, 1960; THYS, 1966 en onze eigen bevindingen tijdens onze verschillende Afrika-expedities), en misschien ook naar Bouaké, Ivoorkust. In Ivoorkust, Opper Volta en Noord-Ghana werden echter ook lokale rassen beproefd.

Tabel ZIL-1 : Rugvinformule voor verscheidene populaties van
Tilapia zillii

Rivier of gebied	Vinformule												Totaal aantal stralen				
	XIV 11	XIV 12	XIV 13	XIV 14	XV 10	XV 11	XV 12	XV 13	XV 14	XVI 11	XVI 12	XVI 13	25	26	27	28	29
Senegal (delta)	1					2	22	4	4		6	2	1	2	22	10	6
Niger (bovenloop)							1			1					2		
Cavally + Sassandra (bovenloop)				1	1	2	6	4			1		1	2	6	6	
Bandama (bekken)		1					16	10	1	1				2	16	10	1
Volta-bekken						5	17	4		1	2			6	18	6	
Tchad		1	2	1			4	3	1	1	1	1		1	7	5	2
Ubangi-Uele L. Albert (THYS, 64)		1				3	6			1	1			4	7	1	
Nijl (BOULENGER, 1907)							7	2			1				7	3	
Palestina (TREWAVAS, 1942)							9	4		2					11	4	

Tabel ZIL-1

Tabel ZIL-2 : Statistische gegevens voor de
rugvinformule (doornen en zachte stralen af-
zonderlijk) bij verscheidene populaties van
Tilapia zillii

Rivier of gebied	Doornen			Zachte Stralen				
	XIV	XV	XVI	10	11	12	13	14
Senegal (delta)	1	32	8	-	3	28	6	1
Niger (bovenloop)								
- onze resultaten	-	1	1	-	1	1	-	-
- DAGET, 1954	5	57	10	-	7	55	10	-
Bovenloop van Cavally + Sassandra	1	13	1	1	2	7	4	1
Bandama (bekken)	1	27	1	-	1	17	10	1
Volta-bekken	-	26	3	-	6	19	4	-
Opper Volta (ROMAN, 1965)	2	14	8	1	11	6	7	
Tchaad								
- onze resultaten	4	8	3	-	1	6	6	2
- BLACHE, 1965	6	75	6	1	12	51	22	1
Ubangi Uele + L. Albert	1	9	2	-	4	8	-	
Nijl (BOULENGER, 1907)	-	9	1	-	-	8	2	-
Palestina (TREWAVAS, 1942)	-	13	1	-	1	9	4	-

Tilapia guineensis (BLEEKER in GUNTHER, 1862). (Fig. 49, kaart 3).

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia polycentra DUMERIL 1859, p 254 (nomen dubium)

Tilapia affinis DUMERIL 1859, p 255 (nomen dubium)

Chromis latus GUNTHER 1862, p 271 (? nomen dubium)

Chromis guineensis BLEEKER in GUNTHER 1862, p 271

Haligenes guineensis BLEEKER 1863, p 41

Tilapia lata var. camerunensis LONNBERG 1903, p 41.

Bespreking.

Onder de naam Tilapia guineensis bespreken wij hier een soort behorende tot de Coptodon-groep of subgenus, en die voorkomt in de kust- en brakwaters van West Afrika, en aan de combinatie van volgende kenmerken kan herkend worden:

- buitentanden stevig, tweepuntig; slechts een weinig versmald aan de basis; hoofdpunt met horizontale of slechts licht schuine snijrand
- binnentanden driepuntig met gelijke punten
- kieuwdoornen: 8-11 (modus 9-10)
- keelbeen driehoekig met korte, stevige voorlamella en laterale apophysen
- achterste keeltanden driepuntig, niet verdikt
- kopprofiel steil aflopend bij grote specimens
- staartvin niet of niet dicht met schubben bedekt
- kleurpatroon: algemene kleur wit-zilverig bij de jongen, lichtgeel-grijs tot licht grijs-blauw bij volwassen specimens, vooral op de rug; buikzijde en onderste helft staartvin meestal geel; buik en keel zeer zelden roodachtig; rugvin tamelijk effen, soms met smalle schuine heldere streepjes tussen de doornen; staartvin ofwel effen, ofwel een weinig gevlekt vooral in de bovenste helft; schubben op flanken met donkere vlek aan basis; 5-8 donkere vertikale banden over de flanken.

Het onderscheid tussen T. guineensis en de verwante soorten als T. zillii, T. congica, T. rendalli lijkt op het eerste zicht wel moeilijk, en is vooral op het kleurpatroon gesteund, met de morfologische en numerieke kenmerken eventueel als hulpmiddel. In de praktijk blijkt dit onderscheid eerder eenvoudig, vooral

voor levend materiaal, en de ondervinding heeft geleerd dat de meeste praktici in Afrika hierbij weinig versissingen begaan.

Deze soort T.guineensis werd waarschijnlijk eerst beschreven als Tilapia polycentra door DUMERIL (1859) naar een specimen afkomstig van Gorée, Senegal. Omtrent de juiste soortbepaling van deze oudste naam blijft echter enige onzekerheid, zoals uitvoerig door ons in een ander artikel werd aangeduid (zie THYS, 1968) en, omwille van deze twijfels beschouwen wij de naam T.polycentra hier voorlopig als "nomen dubium".

Ook de naam T.affinis beschreven door DUMERIL (1859) naar één specimen uit Senegal, zonder verdere gegevens, en in hetzelfde artikel als T.polycentra alhoewel één bladzijde later, behoort waarschijnlijk tot deze soort. Daar er ook hier belangrijke twijfels mogelijk zijn (zie onze uitvoerige besprekingen en argumentatie in THYS, 1968) beschouwen wij deze soortnaam eveneens als "nomen dubium".

De soortnaam Chromis latus werd door GUNTHER (1862) beschreven voor één specimen uit "West Africa", en deze beschrijving bevindt zich bovenaan dezelfde bladzijde waarop onderaan de beknopte eerste beschrijving van Chromis guineensis wordt weergegeven. Het type-specimen van Chromis latus werd door ons onderzocht en vertoont geen enkel verschil met de populaties hier herkend als T.guineensis. De muil van dit specimen is niet klein, doch normaal (zie verder), en de rugvin formule is XVI-12, een normaal cijfer voor T.guineensis. De soortnaam T.lata werd echter tot nu toe zeer weinig gebruikt in de vakliteratuur. BOULENGER (1901) beschrijft echter specimens uit Banana, Kongo-monding, als T.lata en geeft als verspreiding "depuis la Sénégambie jusqu'au Congo" wat in feite met de verspreiding van onze T.guineensis overeenkomt. Later zou BOULENGER (1915) T.lata ten onrechte in de synonymie van T.melanopleura rangschikken.

In 1962 vermeldde TREWAVAS (1962) opnieuw T.lata als geldige soort, verschillend van en samen voorkomend met T.melanopleura (= sensu T.guineensis) in Beneden-Nigeria, doch daarbij werden geen herkenningsskenmerken aangegeven. Tijdens een onderhoud in de lente 1968, deelde Dr. TREWAVAS ons echter mede dat zij T.lata beschouwde als een soort met een kleine muil, en toonde ons daarbij enkele specimens uit Beneden-Nigeria die

inderdaad een zeer kleine muil hadden. maar zoals reeds eerder gezegd is de muil van het type Chromis latus van dezelfde afmetingen als bij T.guineensis zodat aan onze opinie over de identiteit van beide soorten niets dient gewijzigd. Reeds eerder werd echter uiteengezet (zie THYS, 1968) dat de vervanging van de veelgebruikte naam T.guineensis door de weinig gekende naam T.lata uiterst hinderlijk is. Gelet op de weinig precieze oorsprong van het oude type-specimen van Chromis latus zouden wij dan ook verkiezen deze naam eveneens, tenminste voorlopig, als "nomen dubium" te beschouwen.

De soortnaam Chromis guineensis tenslotte werd door GUNTHER (1862), na inzage van een manuscript van BLEEKER, beknopt beschreven onderaan Chromis latus, en de uitvoerige beschrijving werd één jaar later gepubliceerd door BLEEKER (1863) als Hali-genes guineensis. Het type-specimen van H.guineensis is afkomstig van Ashantee, dwz. van de kust (lagunen of zeewater) van Ghana, en het beantwoordt aan de kenmerkenreeks hiervoor als typische kenmerken van T.guineensis is uiteengezet.

Alle hiervoor besproken soortnamen werden nadien door STEINDACHNER (1870) in de synonymie gesteld van Chromis mossambicus, wat deze auteur in 1894 nogmaals herhaalde. BOULANGER (1899) aanvaardde deze trouwens onjuiste synonymie echter niet, en vermeldde T.guineensis en T.lata terug als goede soorten. Enige jaren later (zie hierboven) gaf hij aan T.lata trouwens reeds dezelfde betekenis welke wij thans aan T.guineensis toekennen, doch in 1915 stelde hij T.lata in de synonymie van T.melanopleura en vermeldde daarbij onder deze laatste naam ook heel wat specimens van T.guineensis, alhoewel hij deze soortnaam ook afzonderlijk vermeldde, evenwel slechts voor de Ghanese kust. TREWAVAS & IRVINE (1947) zouden later deze kust- en lagunen-Tilapia uit Ghana als Tilapia zillii guineensis betitelen. In onze studie van de Kongolese Tilapia (zie THYS, 1964) identificeerden wij de Tilapia van de Kongo-monding, reeds eerder door BOULANGER (1901) als T.lata vermeld, als T.guineensis, en nadien (zie THYS, 1966) werden ook meerdere herbivore Tilapia-specimens door ons verzameld in het kustgebied van Kameroen en Gabon als T.guineensis geïdentificeerd; daarbij kwamen wij tot de overtuiging dat deze kustsoort normaliter van Senegal tot Angola moest voorkomen. Dit werd tenslotte bevestigd tijdens

onze 1966-expeditie waarbij wij deze soort in Senegal, Gambia, Ivoorkust, Ghana, Togo, Dahomey en West-Kameroen konden observeren en inzamelen.

Specimens van T.guineensis werden eerder ook reeds vermeld als T.lata door TREWAVAS (1962), als T.zillii guineensis door TREWAVAS & IRVINE (1947), als T.melanopleura door PELLEGRIN (1904) en BOULENGER (1915) en als T.discolor door BOULENGER (1915), zoals in de voorgaande discussie meestal reeds werd vermeld of besproken.

De "varieteit" Tilapia lata var. cameronensis werd door LONNBERG (1903) beschreven naar één specimen van de Meme-rivier, Kameroen. Dit ras werd door LONNBERG vergeleken met T.lata en T.rangii en door BOULENGER (1915) met T.melanopleura (sensu BOULENGER, dwz. een complex van soorten). TREWAVAS (1962) rektificeerde dat het aantal schubben in longitudinale lijn niet 26 (dixit LONNBERG) maar 29 is, en beschouwt het type-specimen als een goede T.lata. Wij beschouwen dit specimen daarentegen als een goede T.guineensis, soort die wij trouwens in 1966 ook in het stroomgebied van de Meme-rivier konden observeren en inzamelen.

Sommige soorten werden ook ten onrechte als synoniem van T.guineensis (sensu ad hoc) aanzien, en al of niet onder deze soortnaam, gerangschikt. Zo beschouwde BOULENGER (1899) de soortnaam T.ogowensis als synoniem van T.lata (= sensu T.guineensis) en PELLEGRIN (1907) voegde beide namen toe aan de synonymie van T.melanopleura (sensu Coptodon). Voor verdere discussie over het statuut van T.ogowensis verwijzen wij hier naar de besprekingen van T.tholloni. Ook T.aurea werd door BOULENGER (1899) als synoniem van T.affinis gerangschikt, en door PELLEGRIN (1903) werden beide namen in de synonymie van T.melanopleura (= sensu Coptodon) geplaatst. Voor het juiste statuut van T.aurea verwijzen wij naar de bespreking van deze soort.

De soort T.guineensis komt voor vanaf de monding van de Senegal-rivier tot aan de Cuanza-delta in Angola. In de kustlagunen en de brakwaters is deze soort meestal talrijk vertegenwoordigd, en vormt er één van de dominerende Tilapia-soorten. Okkasioneel wordt T.guineensis echter ook gevangen in zeewater. In zoetwater blijft T.guineensis in de nabijheid van de kust,

dwz. in de vlakke gebieden, doch kan blijkbaar ver in het binnenland doordringen indien er geen sterke stromingen, water-vallen of konkurrerende soorten dit verhinderen. Zo blijft T.guineensis beperkt tot de kustzone in de Senegal-delta waar T.zillii verderop een konkurrerende soort vormt, doch in de Gambia- en Casamance-rivieren, waar geen T.zillii voorkomt, vindt men T.guineensis tot nabij de oorsprong der rivieren, waar het water het ganse jaar zoet is. In Beneden-Gabon vindt men T.guineensis tot voorbij Lambarene, dwz. in het ganse moerassige lage Ogowe-gebied, en tot op 300-400 km van de kust, doch in de Zaire-monding vindt men T.guineensis niet verder dan Banana, waarschijnlijk omwille van de sterke stroming. In de Cuanza-delta daarentegen kan men T.guineensis weer aantreffen tot op \pm 70 km van de kust.

Alhoewel het algemeen uitzicht en de voornaamste morfologische kenmerken van T.guineensis tamelijk konstant blijven over het ganse verspreidingsgebied van deze soort, konden wij toch bij de formule van de rugvin een lichte verschuiving van de cijfers vaststellen (zie Tabel GNE-1).

Hieruit blijkt dus dat de West-Afrikaanse populaties meest XV rugdoornen hebben, doch dat vanaf de lagunen van Ivoorkust ook het cijfer XVI optreedt, cijfer dat dominant wordt vanaf Kameroen tot Kongo. Het aantal zachte rugstralen daarentegen valt van 13-14 voor West-Afrika op 12-13 vanaf Ivoorkust. De andere numerieke kenmerken, zoals formule anaalvin, schubben- en kieuwdoornen aantallen vertonen echter geen dergelijke schommelingen.

Tilapia guineensis behoort tot de zogenaamde "herbivore" Tilapia, dwz. de Coptodon-groep, en is dus nauw verwant met T.zillii en T.rendalli.

Tabel GNE - 1 : Rugvinformules voor meerdere geografische populaties van Tilapia guineensis.

Rivier of gebied	Formule rugvin	Aantal zachte rugstralen										Totaal aantal rugstralen					
		XV 11	XV 12	XV 13	XV 14	XV 15	XV 16	XVI 11	XVI 12	XVI 13		11	12	13	14	15	25 26 27 28 29 30
Monding Senegal	XIV-15(1ex)		1	19	12	1				2			1	21	12	2	1 19 15 1
Omgeving Dakar				4	12					5	XVI- (1ex)			9	13		4 17 1
Gambia				3	5	1				1				4	5	1	3 6 1
Casamanka		1	1	9	6				1			1	2	9	6		1 1 10 6
Kayanga (Rio Geba)			2	6	2								2	6	2		2 6 2
Lagunen Ivoorkust			4	9	2				5				9	9	2		4 13 2
Ghana (Lagunen + Beneden Volta)	XIV-12(1ex) XIV-13(5ex)		1	12	2				2	2			4	17	1		1 5 13 2
Togo-Dahomey (Lagunen+Rivieren)	XIV-12(1ex)		6	6					2				9	6			1 6 8
Barombi-Kotto (Kameroun)			5	1									5	1			5 1
Mungo - riv.									4		XVI-II (2 ex)	2	4				2 4
Gabon (Beneden-Ogoue)	XV-13(1ex)		2	4					10	3			12	8			3 14 3
Kongo-monding				4					10	1			10	5			14 1

Tilapia spec. SPE.

Kaart 3.

Bespreking.

Onder deze titel vermelden wij hier een soort door DAGET (1954) vermeld uit de Boven-Niger en ook door BLACHE (1965) uit het Tchaad-bekken, telkens onder de naam T.melanopleura. In beide gebieden zou deze soort voorkomen samen met T.zillii, en beide auteurs geven een uitvoerige beschrijving van de verschillen met deze laatste soort. Wij hadden reeds de gelegenheid een korte bespreking aan deze soort te wijden (zie THYS, 1968) naar aanleiding van de bespreking van het statuut van T.melanopleura. Daar wij jammer genoeg geen gelegenheid hadden deze soort "in vivo" in de natuur te bestuderen, hebben wij ons moeten beperken tot een morfologische studie van de specimens bewaard in het Museum te Parijs. De morfologische gegevens hieruit verkregen, en een nazicht van de bibliografische besprekingen van deze soort laten volgende konklusies toe:

- 1) de beschrijving door DAGET (1954) laat een duidelijk verschil met T.zillii merken, vooral in de rugvinformule. Dit verschil is minder duidelijk in de beschrijving van de Tchaad-specimens door BLACHE (1965), wat een meer heterogeen materiaal laat vermoeden
- 2) de cijfers door DAGET en BLACHE gepubliceerd verschillen licht van de cijfers door ons op hetzelfde materiaal bekomen (zie tabellen SPE-1 en SPE-2)
- 3) zoals door DAGET (1954 en mondeling) medegedeeld lijkt het nior om een kontinentale soort te gaan; deze soort schijnt bovendien te ontbreken in de gebieden welke wij persoonlijk onderzochten, nl. Senegal, Bandama en Sassandra, Volta-bekken en Ubangi-Uele.

Voor Opper-Senegal ontbreken ons gegevens; 31n specimen uit de Senegal-delta leek ons qua kleur tamelijk afwijkend van T.zillii, doch heeft een rugvin-formule XV-12, dus typisch voor T.zillii. DAGET (1960) vermeldt ook specimens uit de Bougouriba-rivier in Opper-Volta, doch bij ons recent onderzoek ervan in het Museum te Parijs bleken dit goede T.zillii te zijn. ROMAN (1967) vermeldt één specimen uit Opper-Volta, maar dit is één juveniel en tamelijk ontkleurd specimen dat geen duidelijke konklusie of determinatie toe-

- 1 laat. Een specimen met kleine muil uit Dasikopé, Beneden-Volta, en bewaard in het British Museum, werd door Dr. TREMAYAS onder voorbehoud T.lata genoemd doch heeft een rugvin formule XVI-12, en lijkt ons eerder een T.guineensis te zijn.

De verspreiding van Tilapia SPE lijkt dus beperkt tot de kontinentale strook van de Boven-Niger tot de Tchaad. Ook voor de Benué ontbreken ons gegevens.

- 4) De naam T.melanopleura kan niet gebruikt worden voor deze soort, daar het type-specimen uit de Senegal-delta komt, en numeriek te sterk verschilt van de Niger-populatie door DAGET beschreven (D: XV-12 tegen XIV-XV, (13)-14-15-16).
- 5) Geen enkele van de andere nominale beschreven Tilapia-soorten lijkt ons met deze vorm overeen te komen. Het type van T.lata heeft een kopprofiel als een goede T.guineensis en een rugvinformule XVI-12; dit rugdoornenaantal D=XVI werd bij deze kontinentale soort nooit gevonden. Het type van T.melanopleura heeft D=XV-12, typisch voor T.zillii, en komt uit de Senegal-monding waar Tilapia SPE niet wordt gevonden. De types van T.affinis hebben als rugvinformule D=XV-XVI, 13 en komen waarschijnlijk ook uit de Senegal-monding; geografisch kunnen ze dus niet tot de soort Tilapia SPE behoren. De Niger-populatie van deze soort vertoont trouwens nooit het doornenaantal XVI en bijna nooit het zachte-stralen aantal 13. Daar geen enkele oude naam voor deze soort kan gevonden worden, zou het toegelaten zijn een nieuwe soortnaam voor te stellen. Daar wij echter geen levend materiaal konden onderzoeken, en het gepreserveerde materiaal -vooral dit uit het Tchaadbekken - zeer heterogeen lijkt, durven wij thans geen nieuwe soortbeschrijving introduceren op deze onvolledige gegevens.

Om al deze redenen werd deze vorm hier alleen als Tilapia species vermeld; en met de voorlopige code SPE aangeduid in de "annotated bibliography".

Tabel SPE - 1 : Vergelijking van de rugvinfrekwenties
voor de populaties van Tilapia zillii en Tilapia SPE
uit de Boven-Niger.

Soort	Doornen			Zachte Stralen.					
	XIV	XV	XVI	11	12	13	14	15	16
<u>T. zillii</u> (DAGET 1954)	5	57	10	7	55	10			
<u>Tilapia</u> sp. SPE									
-DAGET, 1954	5	5	-	-	-	1	4	5	-
-onze cijfers	4	8	-	-	-	-	7	4	1

Tabel SPE - 2 : Vergelijking van de rugvin-frekwenties
voor de populaties van Tilapia zillii en Tilapia SPE
uit het Tchaad-bekken.

Soort	Doornen			Zachte Stralen.					
	XIV	XV	XVI	10	11	12	13	14	15
<u>T. zillii</u> (BLACHE, 1965)	6	75	6	1	12	51	23	1	
<u>Tilapia</u> sp. SPE									
- BLACHE, 1965	3	22	-	-	-	2	2	17	4
- onze cijfers	4	12	-	-	1	5	5	4	1

Tilapia walteri ~~sp. nov.~~ THYS, 1968.

Kaart 2.

Bespreking.

Onder deze nieuwe soortnaam wensen wij hier een nog ongekende soort uit de Cavally-rivier (Ivoorkust) te beschrijven, soort behorende tot de Coptodon-groep en nauw verwant met T.guineensis, doch hiervan verschillend door het kleurpatroon waarvan als voornaamste kenmerk de rode tot oranje-gele bovenste helft van de staartvin mag vermeld worden.

De twee eerste specimens van deze soort werd door ons ingezameld te Sahibli op de Cavally-rivier op 30-VII-1966; voor het kleinste van beide specimens (98 mm) werd genoteerd in ons dagboek dat de bovenste helft van de staartvin rood was en de zachte rugvon rood gestippeld. Nadien werd vooral getracht specimens uit de Cess-rivier te verkrijgen. Op 1-VIII-1966 werd door het dorpshef te Sahibli, bij een nieuw bezoek, een nieuw en groot specimen (270 mm) overhandigd. Ook dit specimen leek eigenaardig door de rode kleur op de bovenste helft van de staartvin en op de zachte rugvin, de onderste staartvin-helft en de rest van de vis was effen grijs. Dit specimen geleeke verder zeer goed op T.guineensis, en wij hebben het vermoeden gekoesterd dat het hier, voor het kleurpatroon van de staartvin, om een inversie van kleuren zou gaan. Jammer genoeg was onze film ten einde, doch Prof. Walter VERHEYEN (R.U.C.A. Antwerpen) welke ons vergezelde, was zo vriendelijk een kleuren-opname van dit specimen te maken.

De daarop volgende week deden wij aan veldwerk en visvangst nabij Guiglo in de Nzo-rivier, doch op 8-VIII-1966 werd een uitstap gemaakt naar Tai op de Midden-Cavally. Een ganse dag vissen bracht geen resultaat, doch tussen 17-18 uur konden wij in een klein beekje een reeks kleine Tilapia (max. 123 mm) bemachtigen, allen gekenmerkt door de gele kleur van het zachte deel van de rugvin en van de bovenhelft van de staartvin, en door donkere overlangse en dwarse banden. Daar geen kleurfoto meer kon worden opgenomen werden de vissen levend geformoliseerd, en 's anderdaags eerst werd een kleuren-dia opgenomen. Deze vissen werden door ons eerst, op grond van de spitse snuit en de donkere banden, als abnormale T.zillii aanzien.

Uit de nauwkeurige analyse van onze veldgegevens en uit het

morfologisch onderzoek van de gepreserveerde specimens blijkt echter dat het hier telkens één en dezelfde soort betreft, waarschijnlijk endemisch tot de Cavally-rivier, te omschrijven door volgende kenmerken:

- alle morfologische kenmerken van de Coptodon-groep
- rugvinformule meer als bij T.guineensis en licht verschillend van T.zillii
- snuit spitsier als bij T.guineensis en meer als bij T.zillii
- kleurpatroon verschillend van deze beide soorten; juveniele specimens met 5-6 verticale donkere banden en soms een donkere horizontale dwarsband, zachte rugvindeel en bovenhelft staartvin geel, bovenhelft staartvin met oranje-rode achterrand; onderhelft staartvin effen grijs; volwassen specimens effen grijs, zelfs zonder zwarte vlekken aan de basis van de flankschubben, en met de bovenhelft van de staartvin en het zachte rugvindeel oranje-rood tot rood.

Deze soort is nieuw voor de wetenschap en de soortnaam is opgedragen aan onze vriend Prof. Walter VERHEYEN die bij de inzamelingen aanwezig was en die het type-specimen te Sahibli fotografeerde, dit tevens als dank voor alle hulp bij het veldwerk.

Specimens van deze soort werden door DAGGET & ILTIS (1965) verward met T.melanopleura (sensu DAGGET, 1954).

Tilapia walteri lijkt endemisch voor de Cavally of alleszins voor het niddengebied van deze rivier. Nabij de Sahibli en Tai wordt deze soort aangetroffen samen met T.tournieri, een andere soort endemisch voor de Cavally, en dit bevestigt wel het speciale faunistische karakter van deze rivier. Te vermelden echter dat wij in het bovengobied van de Cavally, nabij Danane, ook T.zillii aantreffen zodat T.walteri waarschijnlijk tot de Midden- en beneden-Cavally is beperkt.

Tilapia cameronensis HOLLY, 1927.

Fig. 20, kaart 2.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia cameronensis HOLLY, 1927, p 222.

Bespreking.

Deze soort behoort tot de Coptodon-subgenus van Tilapia en kan worden bepaald op basis van volgende kenmerken-kombinatie:

- hoog lichaam (hoogte min. 45 % St.l.)
- snuit konvex en stomp; snuit en bovenlip meestal prominent
- borstschubben zeer klein
- buitentanden zeer breed en stevig; nevenpunt $1/3$ tot $1/2$ van tandbreedte
- groot aantal rijen binnentanden
- kieuwdoornen: 8-12
- keelbeen zeer kort en stevig; keeltanden stevig en weinig dicht; achterste keeltanden driepuntig
- kleurpatroon: grijs tot grijs-blauw op rug tot wit op de buik; 5-6 donkere grijs-blauwe vertikale banden op de flanken; stekelige rugvin grijs; zachte rugvin, staartvin en anaalvin bruin-rood tot bordeaux-rood met heldere vlekken op lijnen.

Deze soort werd beschreven door HOLLY (1927) naar één enkel zeer groot specimen uit de Mbamrivier. Dit type-specimen is bovendien vervormd aan de snuit als gevolg van een slechte fixatie of bewaring, en vertoont een abnormale formule voor de rugvin. Dit verklaart waarom deze soortnaam niet meer vermeld werd voor Kameroen tenzij in algemene faunistieke lijsten (HOLLY, 1930; PELLEGRIN, 1929).

Specimens van deze soort werden door HOLLY (1927 en 1930) ook gedetermineerd als T. zillii en door HOLLY (id.), PELLEGRIN (1928 en 1929) en DAGET (1960) als T. melanopleura. Deze soort werd als "nelano du Lon" gekweekt in Kameroen (zie THYS, 1966 en BARD, 1963).

Bij ons veldonderzoek in Kameroen (1964) hadden wij de gelegenheid deze soort levend te observeren, en door onze morfologische studie op zelf gepreserveerde specimens konden wij het statuut en de geografische verspreiding van deze soort nauwkeurig vaststellen (zie THYS, 1966). Sinds dit onderzoek, waarnaar wij verwijzen, zijn geen nieuwe gegevens meer bijgekomen.

Tilapia nyongana sp.nov. aut nom.nov.

Fig. 21, kaart 2.

Bespreking.

Onder deze nieuwe soortnaam wordt hier die soort uit de Nyong-rivier besproken welke behoort tot de Coptodon-groep, en door ons in 1966 (zie THYS, 1966) als Tilapia aff. ogowensis was gedetermineerd. Voor de volledige discussie waarom deze soort werd beschouwd als verschillend van T.guineensis en van T.tholloni verwijzen wij naar onze discussies in ons voorgaand artikel. Toch willen wij even aanstippen dat wij in deze genoemde studie twee populaties hadden vermeld, nl.:

- Tilapia ogowensis: omgeving van Lambaréné, Ogowe; ons enkel bekend door juveniele en middelgrote specimens
- Tilapia aff. ogowensis: Nyong en Ntem-rivieren; ons enkel goed bekend door adulte specimens.

Het onderscheid tussen beide populaties berustte hoofdzakelijk op de kleuren, doch zoals vermeld kon dit ook te wijten zijn aan een ouderdoms- of grootte-verschil tussen de twee monstersreeksen. Tevens was gezegd dat de naam T.ogowensis slechts gerehabiliteerd was onder voorbehoud, d.w.z. tot een nader onderzoek van de types.

Tijdens de lente 1968 hadden wij de gelegenheid dit onderzoek uit te voeren. Hierbij dienden wij vast te stellen dat het type van Chronis ogowensis qua tandvorm, zowel buiten- als binnentanden, en qua rugvinformule (XV-10 i.p.v. XV-11 zoals door GUNTHER vermeld) veel beter of zelfs volledig met T.tholloni overeenstemt en niet met de door ons vermelde en beschreven populatie uit Beneden-Ogowe. De naam Chronis ogowensis dient dus als synonimen van T.tholloni te worden beschouwd (voor meer details hierover, zie de discussie over T.tholloni). Dit heeft echter als gevolg dat de door ons reeds eerder (1966) als T.ogowensis beschreven populaties zonder naam komen te staan. Deze nieuwe stand van ons Tilapia-onderzoek dwingt ons echter de specimens uit de Nyong als afzonderlijke soort te herkennen. Inderdaad, daar waar vroeger werd aangenomen (zie LOWE, 1959 en THYS, 1963) dat binnen het genus Tilapia de Coptodon-groep veel minder gespecificeerd was dan de Sarotherodon-groep, daar toont het onderzoek van onze huidige gegevens en vooral van de resultaten van onze veld-expedities in 1966, echter duidelijk aan dat dit niet

het geval is. In West- en West-Centraal-Afrika zijn de soorten van de Coptodon-groep bijna even talrijk als deze van de Sarotherodon-groep; de verspreidingsgebieden zoals thans bekend door ons onderzoek voor de respektievelijke soorten overlappen meestal voor het grootste gedeelte, en de kleur of het kleurpatroon blijken bij de Coptodon-groep even belangrijk als soortkenmerk als bij de Sarotherodon-groep. Alleen kunnen de morfologische verschillen bij de Sarotherodon-soorten soms iets meer uitgesproken zijn. Al deze overwegingen maken echter duidelijk dat de door ons (THYS, 1966) als Tilapia aff. ogowensis beschreven populatie, op grond van de kleine numerieke en morfologische verschillen, en ook op grond van het speciale kleurpatroon, thans zonder twijfel als afzonderlijke soort kan beschreven worden, daar waar wij vroeger nog enige twijfel koesterden hieromtrent, en daarom verkozen hadden "met voorbehoud" een oude naam te rehabiliteren.

Voor deze soort uit de Nyong-rivier wordt hier de naam Tilapia nyongana voorgesteld. Als type-specimen wordt het specimen Nr. M.R.A.C. 152789 aangeduid, en als paratypes de specimen M.R.A.C. 152790-802 en het specimen M.N.H.N. 29-119. Al deze specimen komen uit de Nyong-rivier. De andere specimen in onze 1966-studie vermeld uit de Ntem-rivier, uit Beneden-Ogowe en Adouna, en uit de Dja-rivier worden hierbij ook als T.nyongana aanzien. De afwezigheid van Tilapia in de Ivindo (geen specimen door ons ingezameld, en zie ook GERY, 1965) doen echter weer enige twijfel reizen nopens de mogelijke identiteit van de specimen uit de Nyong en Beneden-Ogowe, juist zoals in 1966. Om die reden worden alleen de Nyong-specimen als paratypes aangewezen.

De soort T.nyongana kan worden herkend aan volgende kenmerken:

- typische kenmerken (buitentanden, kieuwdoornen, keelbeen) van de Coptodon-groep
- numerieke kenmerken ongeveer als bij T.guineensis, doch aantal zachte stralen in rug- en aarsvin een weinig lager
- lichaam eerder langgerekt (hoogte max. 46 % St.l.), vooral bij adulte specimen
- snuit spitsers dan bij T.guineensis; geen achterhoofdsbult
- kleurpatroon met donkere verticale banden, dikwijls tot onduidelijke vlekken verbreed op de middenlijn, op kop en

achterhoofd zilverachtige vlekken; staartvin grijs met bleke vlekken.

Voor de beschrijving van deze soort verwijzen wij naar onze studie van 1966 onder de namen Tilapia aff. ogowensis (p 77) en T.ogowensis (p 71). Geen nieuwe gegevens zijn bekend sindsdien.

Tilapia congica POLL & THYS nov.comb.

Kaart 2.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia tholloni congica POLL & THYS, 1960, p 330.

Bespreking.

Deze soort werd eerst in 1960 door ons samen met Prof. M. POLL (zie POLL & THYS, 1960) beschreven als subspecies van T. tholloni. Voordien echter waren specimens van dezelfde soort gedetermineerd en vermeld als T. melanopleura (sensu PELLEGRIN), T. christyi (= sensu?) en T. tholloni (zie details hierover in THYS, 1964).

Het voornaamste kenmerk van deze soort is de achterhoofdsbult bij de halfwassen en volwassen mannetjes; verder werd in de oorspronkelijke beschrijving ook vermeld dat de algemene kleur van het lichaam veel donkerder was in het Middenbekken van Kongo dan in de kustgebieden (waar T. th. tholloni vermeld werd). Ook de dichtere schubben-bedekking van de staartvin bij de "congica"-vorm t.o.v. de "tholloni"-vorm werden als kenmerken ingeroepen.

In onze 1964-studie over de kongolese Tilapia werd de vorm congica nog steeds als subspecies van T. tholloni beschouwd, maar er werd ook melding gemaakt van een achterhoofdsbult bij twee specimens uit Neder-Kongo welke als T. tholloni tholloni beschouwd werden. Het kleurpatroon werd als geldig kenmerk beschouwd voor een subspecifiek verschil, samen met de lichte verschillen in lichaamshoogte en in aantal kieuwdoornen. Toch werd gemeld dat de Stanley-Pool specimens qua kleurpatroon soms intermediair waren tussen beide vormen, wat dus een twijfel deed reizen over hun juist subspecifiek statuut.

In onze 1966-studie over de Tilapia van Zuid-Kaneroen en en Gabon vermeldden wij echter op basis van fotografische documenten dat beide vormen voorkwamen in de Stanley-Pool, en dus als verschillende soorten dienen beschouwd. Om die reden hadden wij terug de binomenclatuur gebruikt voor de Tilapia tholloni uit Gabon, zonder daarbij evenwel te vermelden dat deze binomenclatuur dan ook als T. congica diende gebruikt voor de Kongo-specimens.

Sindsdien zijn weinig nieuwe gegevens bijgekomen om deze

problemen helpen op te lossen. Toch willen wij hier volgende punten vermelden:

- de achterhoofdsbult door ons vermeld voor Beneden-Kongo-specimens is in feite slechts een zeer konvex achterhoofd
- specimens levend ingevoerd uit "Leopoldville" in het aquarium te Luik bleken tamelijk heterogeen qua kleuren en gedrag. Onze suggestie dat het hier om twee soorten zou gaan bleek bij eerste onderzoek bevestigd. Verdere resultaten van de gedragstudies zijn ons onbekend
- alle gabonese specimens vertonen buitentanden welke slanker en fijner zijn dan bij T.zillii, T.guineensis, T.rendalli. (zie tekeningen in THYS, 1966). De specimens uit Neder-Kongo vertonen ook deze eerder fijne buitentanden, daar waar bij de specimens uit Midden-Kongo (congica-vorm) meer dezelfde tandvorm als bij T.zillii, T.guineensis, T.rendalli wordt aangetroffen. Dit kenmerk kan jammer genoeg moeilijk voor determinatie van individuele specimens worden gebruikt, daar het verschil te zwak is en de variabiliteit eerder groot.

Rekening houdende met deze nieuwe en alle voorgaande gegevens dueven wij thans T.congica als afzonderlijke soort beschouwen welke van T.tholloni verschilt door volgende kenmerken:

- lichaam hoger: (hoogte 40-50 % St.l. tegen 35-45)
- meer kieuwdoornen (10-14 tegen 9-11)
- buitentanden steviger en met iets kleinere tussenruimten
- keeltanden minder dicht op elkaar nabij de achterrand
- snuit stomper en met sterke achterhoofdsbult bij volwassen mannetjes
- kleurpatroon zonder zwarte zijvlekken, meer uniform donker op flanken en onpare vinnen; zwarte vlekken aan basis van schubben; staartvin met een netwerk van longitudinale stippen.

T.congica blijkt alleen voor te komen in het Midden-bekken van de Kongo-stroom en in de Stanley-Pool. Een juiste en zekere determinatie van alle Stanley-Pool specimens is echter op grond van onze huidige gegevens niet mogelijk. Nieuw veldonderzoek of aquarium-studies kunnen hier misschien een oplossing brengen.

Tilapia rendalli (BOULENGER, 1896).

Fig. 22, Kaart 2.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chromis rendalli BOULENGER, 1896, p 915

Tilapia sexfasciata PELLEGRIN, 1900, p 276

Tilapia latifrons BOULENGER, 1906, p 571

Tilapia christyi BOULENGER, 1915, p 204

Tilapia swierstrae GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 489

Tilapia mackeani GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 499

Tilapia sykesii GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 500

Tilapia druryi GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 500

Tilapia kirkhami GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 501

Tilapia gefuensis THYS, 1964, p 74.

Bespreking.

Deze soort behoort tot het subgenus Coptodon, en kan zoals bij de meeste soorten van deze groep slechts worden onderscheiden door eerder kleine numerieke verschillen doch vooral door de kleur en het kleurpatroon. Als voornaamste kenmerken van T. rendalli vermelden wij:

- lichaam matig hoog doch niet langgerekt
- staartvin met rechte of licht gebogen achterrand, hoeken afgerond
- profiel schuin en recht bij jonge specimens; bij volwassen vissen eerder steil, konvex op het achterhoofd (zonder bult) en konkaf op de snuit
- rugvin en bovenste helft staartvin duidelijk gevlekt
- lichaam op rugzijde en flanken dominant donker-blauw, van blauwgrijs tot blauwgroen; schubben aan basis met donkere vlek; overlangse verticale banden reiken tot aan de buik (6-8 donkere blauwgrijze op de flanken), doch lopen niet verder door
- keel, buik, onderkant staartsteel en onderste helft van de staartvin meestal rood of roodgeel, soms ontkleurd (onder invloed van konditie-factoren vooral)
- onderste en bovenste helft van staartsteel steeds in sterk contrast qua tekening en kleur
- buitentanden tweepuntig, stevig, met snijrand van brede hoofdpunt licht schuin of horizontaal

- kieuwdoornen: 8-12
- keelbeen kort en driehoekig met korte voorlamella
- achterste keeltanden driepuntig.

De natuurlijke verspreiding van T.rendalli is beperkt tot het zuidelijke savannegebied, doch langsheen de Lualaba dringt deze soort lokaal het regenwoud binnen.

Deze soort werd beschreven als Chromis rendalli door BOULENGER (1896) naar enkele volwassen specimens uit de Opper-Shiré-rivier, o.a. de overloop van het Nyasa-meer. Enkele jaren later zou BOULENGER (1898 en 1899) deze soort in het genus Tilapia rangschikken waaraan sindsdien geen verandering is gekomen.

In 1903 werd T.rendalli echter door PELLEGRIN (1903) als waarschijnlijk synoniem van T.melanopleura (sensu PELLEGRIN 1903, dwz een kompleks van soorten) aangezien, en deze schikking werd nadien door BOULENGER (1911 en 1915) gevolgd. Na 1915 werd deze soort, T.rendalli dus, bijna enkel nog als T.melanopleura vermeld. Voor verdere details hierover zie de extensieve bibliografie in THYS (1964) en in de hierbijgevoegde "Annotated bibliography".

In 1960 reeds, na een eerste systematische studie van de Kongolese Tilapia, kwamen wij tot de konklusie dat de specimens uit Katanga gekweekt onder de naam T.melanopleura waarschijnlijk niet tot de topotypische vorm behoorden, en de naam rendalli werd daarom als subspecies gerehabiliteerd (als T.melanopleura rendalli, zie THYS, 1960). Nauwkeuriger morfologisch en zoögeografisch onderzoek van alle Kongolese specimens nadien bracht echter aan het licht dat de soort beantwoordend aan het hierboven beschreven kleurenpatroon in Kongo slechts voorkomt in de zuidelijke savanne in de Lualaba tot Yangambi en in de oeverzone van het Tanganika-meer. In het Middenbekken was deze soort vervangen door T.congica, in Ubangi-Uele-Ituri door T.zillii en in de kustzone door T.guineensis. Ons steunende op de konstantheid van de morfologische kenmerken van T.rendalli binnen dit gebied, en op de geografische hiatus tussen Stanleystad en de monding van de Senegal-rivier (de type-lokaliteit van T.melanopleura) hadden wij daarom (zie THYS, 1964) de naam T.rendalli terug tot soortrang verheven. Verder veldonderzoek in Kameroen en Gabon tijdens 1964 (zie THYS, 1966) bevestigde dat deze hiatus

zich ook over deze landen uitstrekt, en dat T.rendalli hier niet voorkomt in de natuur doch wel werd ingevoerd. Tijdens onze 1966-expeditie konden wij tenslotte in bijna geheel West-Afrika duidelijk de afwezigheid van deze Katangees-Zambezische soort vaststellen, wat telkens een argument meer "post factum" vormde voor onze rehabilitatie van de naam T.rendalli. Deze soort was echter ingevoerd in verscheidene visteelt-centra, o.a. in Bouaké (Ivoorkust) via Yangaambi en Yaoundé (Kameroen). Hierbij bleek ook het grote belang van het kleurpatroon en van de "familiarity factor", daar technici uit Madagascar overgekomen en welke aldaar met T.rendalli vertrouwd waren (als T.melanopleura), dadelijk deze soort in Ivoorkust herkenden en duidelijk konden onderscheiden van de lokale Tilapia-soorten, vooral van T.zillii en T.guineensis.

Onze opvatting over T.rendalli werd echter ten dele betwist in een artikel door TREWAVAS (1966). Na een reis doorheen het Zambezi-gebied komt deze auteur tot de konklusie dat op grond van de kleur wel subspecies kunnen worden onderscheiden, doch dat de numerieke kenmerken geen soortonderscheid toelaten. In het betreffende artikel spreekt Dr.TREWAVAS dan ook slechts van T.melanopleura rendalli voor het Zambezi-gebied, doch introduceert ook een nieuwe subspecies nl. T.melanopleura swierstrae voor het kustgebied van Mozambique tot Transvaal, en dit op basis van de gele kleur van de onderhelft van de staartvin in dit gebied. Deze opvatting staat echter lijnrecht tegenover de uiteenzetting die Dr.TREWAVAS zelf geeft in een voorgaande paragraaf, en waarin het belang van de kleur als soortkenmerk, en van de "familiarity factor" onderstreept worden. Verder wensen wij hier slechts op te merken dat het onderscheid tussen T.rendalli, T.guineensis en T.zillii niet gesteund is op één kleurdetail maar op het gehele kleurenpatroon, en dat GONCALVES SANCHEZ (1959) voor Mozambique en BARBARD (1953) en DUPLISSIS & GROENE-LALD (1953) voor Transvaal wel degelijk rode tinten aangeven voor buik en onderste helft van staartvin bij deze soort.

JULB (1967) spreekt verder nog steeds en alleen over T.melanopleura waarbij T.rendalli wordt bedoeld, evenwel zonder enige kommentaar, en waarschijnlijk zonder kennisname van onze studie of argumentatie.

In een recent artikel (THYS, 1968) gaan wij tenslotte meer nauwkeurig in op het juiste statuut van de naam T.melanopleura.

en hieruit blijkt dat deze naam een synoniem is van T.zillii. Bij ons veldwerk in West Afrika bleek bovendien duidelijk dat T.zillii een soort is uit de noordelijke savanne, T.guineensis uit het kustgebied, T.congica uit het Middenbekken van de Kongo, en dat deze soorten duidelijk van elkaar verschillen door kleurpatroon, en ook door kleine morfologische of numerieke gegevens, van de soort uit de zuidelijke savanne en die door ons T.rendalli wordt genoemd. De feiten lijken ons deze rehabilitatie te bevestigen en wij hebben geen argument gevonden om onze mening hieromtrent te herzien. Meer zelfs, specimen door ons als T.guineensis en T.congica gedetermineerd op basis van herkomst en morfologie, en gekweekt en bestudeerd in de aquaria van de Universit  de Li ge, toonden een gedrag dat duidelijk afweek van de Katangese T.rendalli, wat onrechtstreeks onze rehabilitatie nogmaals bevestigde.

Wij beschouwen T.rendalli dan ook nog steeds als de goede soortnaam voor deze soort van de Coptodon-groep gekenmerkt door hoger vermelde morfologische kenmerken en kleurpatroon en waarvan het natuurlijk verspreidingsgebied volgende gebieden omvat: Katanga, het Luapula-gebied, Opper Kasai, de Lualaba-rivier tot Yangambi, de kustzone van het Tanganika-meer (niet in het Malagarazi-bekken), de kustzone van het Nyasa-meer, het Zambezi-bekken (niet op de zuidelijke plateaus); het Limpopo-gebied (ook niet in de hoogvlakten) de kustvlakte van Mozambique tot Natal, het Okovango-bekken, de Cunene en de kustzone rond Mossamedes.

Verscheidene namen dienen als nominale synoniemen voor T.rendalli te worden beschouwd.

- Tilapia sexfasciata werd door PELLEGRIN (1900) beschreven naar   n specimen uit de Shire-rivier, dus uit hetzelfde stroomgebied als T.rendalli; als typische kenmerken werden aangegeven de donkere vertikale banden en de cteno ide schubben. BOULENGER (1901) beschouwde T.sexfasciata echter reeds als synoniem van T.lata (gebruikt in de zin van T.guineensis), en PELLEGRIN (1903) zou kort daarop deze zienswijze bijtre en, doch al deze namen in de synonymie van T.melanopleura zetten (zie THIS, 1968). Het type van T.sexfasciata werd door ons onderzocht en valt volledig binnen de variabiliteit van T.rendalli; de zgn cteno ide schubben zijn in feite korrelig (granulate) van oppervlak, wat bij de

Coptodon-soorten dikwijls voorkomt. In onze vroegere lijst van synoniemen voor T.rendalli (zie THYS, 1964) was de naam T.sex-fasciata niet genoteerd, een vergetelheid die hierbij hersteld

- Tilapia latifrons werd door BOULENGER (1906) beschreven naar een adult specimen uit Kituta, in de kustzone van het Tanganika-meer. Dit type-specimen, trouwens afgebeeld in de oorspronkelijke beschrijving, vertoont alle typische kenmerken van T.rendalli. BOULENGER (1915) zelf beschouwde T.latifrons later als synoniem van T.melanopleura sensu PELLEGRIN 1903, doch in 1964 hebben wij T.latifrons in de synonymie van T.rendalli gerangschikt.

- Tilapia christyi werd een eerste maal beschreven door BOULENGER (1915) naar een viertal specimens uit Stanleystad, alhoewel hierbij slechts één specimen uitdrukkelijk werd vermeld. Deze soortnaam werd nadien nog een tweede maal als "species nova" gepubliceerd (zie BOULENGER, 1920) doch dan evenwel naar een talrijker en heterogeen materiaal. De speciale problemen hierdoor ontstaan werden door ons nader toegelicht in een artikel speciaal hieraan gewijd (THYS, 1960). Samenvattend mogen wij zeggen dat de 1915-beschrijving alleen op T.rendalli specimens steunde, en dat de 1920-beschrijving gegevens bevatte van 4 T.rendalli, 3 T.zillii en 1 T.nilotica specimen. Een nieuw onderzoek van deze zaak heeft echter aangetoond dat het T.nilotica-specimen (in feite een T.upembae) bij vergissing van een type-etiket kreeg, zodat er slechts 7 types zijn zoals inderdaad door BOULENGER (1920) aangegeven. Tilapia christyi 1915 is en blijft dus een synoniem van T.rendalli, daar waar de 1920-beschrijving ook partim op T.zillii-specimens steunt.

- Tilapia swierstrae GILCHRIST & THOMPSON, 1917
- Tilapia mackeani GILCHRIST & THOMPSON, 1917
- Tilapia sykosis GILCHRIST & THOMPSON, 1917
- Tilapia druryi GILCHRIST & THOMPSON, 1917
- Tilapia kirkhami GILCHRIST & THOMPSON, 1917.

Alle deze vijf soortnamen werden door GILCHRIST & THOMPSON beschreven naar één of soms meerdere specimens uit het Zambezi-gebied of uit de kustzone van Mozambique of Natal. De beschreven kenmerken laten duidelijk toe vast te stellen dat het hier om soorten van de Coptodon-groep gaat, en de beschrijving of illustrerende tekening van sommige nominale soorten wijzen zelfs

duidelijk op het kleurpatroon van T.rendalli. Bovendien dient vermeld dat T.rendalli de enige soort is van de Coptodon-groep die in het biogeografisch gebied werd en wordt gevonden. Alhoewel wij de types van deze nominale soorten niet konden onderzoeken durven wij dus toch deze namen met grote zekerheidsgraad als synoniemen van T.rendelli aanwijzen, zoals wij trouwens reeds in onze 1964-studie hadden gedaan. Reeds in 1922 had REGAN (1922) deze soortnamen echter als waarschijnlijke synoniemen van T.melanopleura sensu PELLEGRIN, 1903 + BOULENGER, 1915 beschouwd, zodat het hier slechts een verandering van synonymie betreft.

In een recente studie aanvaardt Dr. TREWAVAS (1966) onze synonymie-stelling van de laatste vier van deze namen met T.rendalli, doch beschouwd rendalli echter slechts als een subspecies van T.melanopleura, en swierstrae als een andere ondersoort, omvattende de kustpopulaties van Mozambique tot Natal. Onze kritiek op deze opvatting is reeds ten dele vervat in de voorafgaande diskussie, doch kan worden samengesteld onder volgende elementen:

- 1) Het soort-onderscheid tussen T.rendalli, T.guineensis en de andere soorten van de Coptodon-groep is niet alleen gesteund op één kleurkenmerk, doch op het gehele kleurenpatroon en op het geheel van morfologische, biogeografische en ekologische gegevens.
- 2) Het subspecifiek onderscheid op basis van één kleurkenmerk of van een kleurverschil als geel versus rood lijkt ons eerder gewaagd, daar een eenvoudige ekologische faktor hier een determinerende rol kan spelen. Bovendien hebben wij vastgesteld dat T.rendalli in ongunstige omstandigheden dikwijls alle rode kleur kan verliezen.
- 3) De kustpopulaties van T.rendalli in Mozambique werden door Dr. TREWAVAS gedetermineerd als T.melanopleura swierstrae op basis van de gele onderhelft van de staartvin. Doch GONSALVES SANCHES (1959) beschrijft alleen rode kleuren op buik en staart voor lagunepopulaties uit Mozambique, en BARNARD (1950) en DUPLESSIS & GROENEWALD (1953) beschrijven ook alleen rode kleuren voor de Transvaal- en Natal-populaties welke er trouwens de "Rooiborskurper" genoemd worden. De gele kleur door Dr. TREWAVAS geobserveerd lijkt ons dus slechts een zeer lokaal kenmerk te

zijn, en zeker geen subspecifiek kenmerk.

4) De studie van het verspreidingsgebied van T.rendalli toont aan dat deze soort waarschijnlijk slechts recent de kustgebieden van Mozambique en Natal koloniseerden, en dit is dan weer in tegenstrijd met het bestaan van een afzonderlijke subspecies aldaar, wat een relatief lange isolatie zou veronderstellen.

Wij vinden dus geen redenen of argumenten om op de door ons voorgestelde rehabilitatie van T.rendalli als soort terug te komen, en evenmin om de synonymie van de soort ~~na~~amen van GILCHRIST & THOMPSON te bewijzen, en wij blijven dus bij onze opvattingen reeds in 1964 gepubliceerd.

- Tilapia gefuensis werd door ons beschreven (zie THYS, 1964 doch manuscript reeds in 1959 klaar) naar twee specimens uit het Gefu-meer, Kasai, en die van T.rendalli afweken door een langer lichaam, een rondere snuit, minder rijen binnentanden, en door de aanwezigheid van mikro-kieuwdoornen op de achterzijde van de 3e en 4e kieuwboog. Nieuwere gegevens dwingen ons echter onze inzichten althans gedeeltelijk te wijzigen. Specimens uit het Gefu-meer waren voordien reeds gekweekt in Kabinda (Kasaï), en vandaar naar Kipopo (Katanga) overgebracht, waar wij in 1960 de golgenheid hadden deze vorm te observeren. Deze "ngefu" werd er gekweekt in parallelle vijvers naast de Kafue- en Luapula-rassen van T.rendalli, in vergelijkende en gelijkaardige kondities. De "ngefu"-populatie onderscheidde zich na 2-3 generaties nog steeds duidelijk van de andere T.rendalli-rassen. Observaties van levende specimens, en het latere onderzoek van geformaliseerde monsters, gaf volgende typische kenmerken voor

T.gefuensis:

- langer lichaam (hoogte max. ± 40 % St.l., in één specimen 44 %: in T.rendalli-rassen normaal boven 45 % St.l.)
- weinig rijen binnentanden (tot.max. 3/3)
- onderzijde kop, buik en onderste helft staartvin steeds helgeel
- groei trager dan bij T.rendalli
- de aanwezigheid van mikro-kieuwdoornen op de achterzijde van de 3e en 4e kieuwboog werd echter niet bevestigd. Dit kenmerk dat ons het belangrijkste soortkenmerk toescheen werd dus alleen vastgesteld bij de types, die echter ook de grootste gekende specimens zijn.

- de ronde snuit van de types is onduidelijk in de andere specimen, en kan moeilijk als soortkenmerk worden aangevend.

Uit deze gegevens blijkt dus dat T.gefuensis moeilijk als afzonderlijke soort kan worden behouden, doch dat de gele kleur van deze populatie zeker niet door ekologische factoren wordt bepaald maar wel door genetische, en deze kleurkenmerken gaan met andere morfologische verschillen gepaard. Wij zouden T.gefuensis nog steeds tenminste als goede subspecies van T.rendalli kunnen beschouwen. Geplande kruisings-experimenten dienden echter te Kipopo (Katanga) opgegeven omwille van de politieke toestand na 1960. Gelet op onze huidige informatie en op de beperkte geografische verspreiding van T.gefuensis verkiezen wij daarom de naam als soort-synoniem van T.rendalli te beschouwen, maar de mogelijkheid open latend om als goede subspecies beschouwd te worden.

Tilapia rendalli werd veelvuldig gebruikt voor de visteelt in Afrika en daarbuiten. In feite startte de Kongolese visteelt in 1943 met specimen van deze soort afkomstig uit de Luapula center onder de onjuiste naam T.melanopleura. Via de pootvisteeltecentra van Katanga bereikte deze soort bijna alle streken van Kongo en Ruanda-Urundi. Andere verspreidingslijnen waren:

- via Katanga naar Korogwe (Tanzanië) en vandaar in de Pangani-rivier, in het Victoria-meer en in verscheidene meren van Tanzanië
- via Katanga naar Neder-Kongo, vandaar naar Congo-Brazzaville en zo verder naar Madagascar en Gabon
- via Katanga naar Rhodesië en Zuid-Afrika
- via Katanga en Linkebeek (België) naar Zuid-Amerika (Guyana, Brazilië, Equador, Venezuela)
- via Katanga naar Yangambi (waar vermengd met T.zillii) en zo naar Yaoundé in Kameroen (waar naam veranderd tot T.zillii) en zo naar Bouaké (Ivoorkust).

Deze lijst is slechts een opsomming van de ons bekende transportlijnen, doch is waarschijnlijk nog onvolledig.

Tilapia discolor (GUNTHER, 1902).

Fig. 23, kaart 2 en 3.

Oorspronkelijke beschrijving.

Chromis discolor GUNTHER, 1902, p 332.

Bespreking.

Deze soort van de Coptodon-groep werd beschreven door GUNTHER (1902) naar drie middelgrote specimens afkomstig uit het Bosumtwi-meer (ook Busum-chi geschreven) in Ghana. GUNTHER vermeldt hierbij geen enkel bijzonder kenmerk, doch de onregelmatige donkere kleuring op het lichaam is duidelijk beschreven.

De naam C. discolor werd echter zonder commentaar door PELLEGRIN (1903) als synoniem beschouwd van T. melanopleura (sensu PELLEGRIN, 1903) en deze zienswijze werd door BOULENGER (1915) gevolgd en ook door NORMAN (1923). Pas veel later zullen TREWAVAS & IRVINE (1947) T. discolor rehabiliteren echter als een afzonderlijke soort die alleen in het Bosumtwi-meer voorkomt. Als specifieke kenmerken vermelden zij de vorm van het keelbeen, slanker dan bij T. zillii en T. melanopleura (? sensu T. guineensis). De donkere kleur wordt door deze auteurs als een vermoedelijke paai kleur bestempeld. DAGET & ILTIS (1965) tenslotte vermelden de soort T. discolor ook alleen voor het Bosumtwi-meer, en geven als kenmerk een kopprofiel zoals bij T. guineensis doch een rugvin formule van XIV-XV, 14-15 tegenover XIV-XVI, 11-13 in T. guineensis.

In de loop van oktober 1966 konden wij het Bosumtwi-meer bezoeken en er een goede reeks specimens van deze soort observeren en voor studie formoliseren. Deze soort van de Coptodon-groep gelijkt qua algemene vorm sterk op T. guineensis, en heeft zoals deze soort een steil kopprofiel dat sterk konvex is op het achterhoofd, evenwel zonder bult, en een eerder vliezige staartvin met spitse hoeken. T. discolor is echter hoger van lichaam dan T. guineensis en verschilt bovendien zeer sterk hiervan door een typische dichte doch onregelmatige zwarte vlekken-kleuring waarbij de kop en het lichaam soms gans zwart worden. Ook het kenmerk door TREWAVAS & IRVINE vermeld, nl. het slankere keelbeen, komt op een goede reeks specimens duidelijk tot uiting. De andere numerieke of morfologische kenmerken zijn meestal zoals bij T. guineensis.

De soortnaam T. discolor mag dus, op grond van deze gegevens gerust voor de Bosumtwi-populatie gebruikt worden. Daar echter de andere Bosumtwi-Tilapia (T. busumana en T. galilaea multifasciata) ook in de omliggende rivieren voorkomen, hebben wij tijdens onze 1966-expeditie ook getracht enkele specimens van deze met T. discolor overeenkomende rivierpopulatie te bemachtigen, evenwel te vergeefs. Daar deze soort of haar equivalent uit de rivieren van Z-W Ghana ook ontbreekt in andere musea, moeten wij vaststellen dat zij ofwel afwezig is ofwel uiterst zeldzaam.

DAGET & ILTIS (1965) vermelden echter enkele specimens uit de Bia-rivier (waar ook T. busumana voorkomt) onder de naam T. melanopleura. Deze specimens en tevens enkele andere specimens uit de Bia-rivier welke ons door onze vriend C. REIZER waren geschonken, werden door ons onderzocht. Numeriek zijn deze specimens moeilijk te onderscheiden van T. guineensis en T. discolor, doch zij vertonen een veel hoger lichaam (min. 46 % St.l. tegen 41-46 % in T. discolor uit Bosumtwi en 37-54 % in T. guineensis). Dit was ook reeds door DAGET & ILTIS (1965) vermeld doch dit werd aan konditiefactoren toegeschreven. Bovendien verschillen deze Bia-specimens van de Bosumtwi-populatie door een hoger aantal kieuwdoornen (11-13 tegen 9-11), alhoewel dit ook kan te wijten zijn aan de grote afmetingen (147 tot 225 mm) van de Bia-specimens tov. onze Bosumtwi-reeks (van 113 tot max. 193 mm).

Alle Bia-specimens, voor zover niet ontkleurd, zijn effen gekleurd zonder onregelmatige vlekken. Twee specimens uit Wenchi, Tano-bekken, en bewaard in het British Museum (Mrs 1934.8.31.200-201) vertonen ook zeer veel overeenkomst met T. discolor; de lichaamsvorm is langwerpiger dan bij de Bia-specimens (hoogte 47 en 48 % St.l.) en er zijn 8 en 10 kieuwdoornen. Het betreft hier echter kleine (100 en 101 mm) specimens welke jammer genoeg ontkleurd zijn.

Ons steunend op de geografische verspreiding van T. busumana durven wij echter deze Bia en Tano-specimens ook bij T. discolor rangschikken, zij het met enige twijfel en voorbehoud.

TREMAVAS & IRVINE (1947) vermelden één mannetje met eitjes en één ander specimen (sexe niet vast te stellen) met jongen in de buik. Tussen de specimens door ons ingezameld is er één mannetje (168,5 mm) met enkele eitjes in de buik, en één ander mannetje (138,5 mm) met één pootvisje in de buik.

Muilbroeden gebeurt dus waarschijnlijk alleen door het mannetje en niet door beide sexen zoals door TREWAVAS & IRVING werd mogelijk gehouden. De soort T.discolor is tevens de enige soort van de Coptodon-groep waarvoor muilbroeden is gekend.

Tilapia kottae LONNBERG, 1904.

Fig. 24, kaart 4.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia kottae LONNBERG, 1904, p 135.

Bespreking.

Deze kleine soort, endemisch voor de meren Barombi-Kotto- en Mboandong in West-Kameroen, behoort tot de Coptodon-groep en kan verder herkend worden aan volgende kenmerken:

- totale afmetingen eerder klein; max. 150 mm
- eerder langgerekte lichaamsvorm; hoogte max. 42 % St.l.
- kleurpatroon: geel tot vuilgeel op bovenste helft van lichaam; zwart op onderzijde van kop, lichaam en staart; scheiding tussen vuilgeel en zwart gebied tamelijk onregelmatig en veranderlijk; genitaal-papilla helder wit; een rood randje rondom iris van oog; Tilapia-vlek duidelijk, ook bij adulten
- buitentanden eerder stevig
- keelbeen eveneens stevig; achterste keeltanden met 3-4 punten
- kieuwdoornen: 9-11.

Deze soort werd beschreven door LONNBERG (1904) naar verscheidene specimens (zie lijst hierbij) uit het Barombi-Kotto meer. BOULENGER (1915) vermeldt T.kottae als goede soort in zijn "Catalogue" en TREWAVAS (1962) geeft een nieuwe beschrijving voor meerdere specimens en verdere discussie over deze soort, welke als verwant met T.zillii wordt aangegeven.

Wij hadden de gelegenheid een goede reeks specimens van deze soort in te zamelen in het Barombi-Kotto-meer, en eveneens in het nabije Mboandong-meer, voordien nog ongekend, ook qua fauna. Beide meren zijn door een thans bijna droog beekje met elkaar verbonden, doch vormden vroeger waarschijnlijk één enkel meer. Tussen de populaties van beide meren werd geen enkel verschil gevonden.

TREWAVAS (1962) beschouwt T.kottae als verwant met T.zillii. Op grond van de rugvinformule is dit best mogelijk, doch het lijkt ons minder waarschijnlijk op basis van de zoogeografische verspreiding, daar T.zillii niet voorkomt in de onmiddellijke buurt van het Barombi-Kotto-meer. Dit meer behoort, evenals het

Ejagham-meer, tot het Cross-rivierbekken, en het verdient alle belangstelling dat ook in dit Ejagham-meer een eerder afwijkende doch verwante Tilapia-soort (nl. T.deckerti) voorkomt. Wij vermoeden dan ook dat beide soorten van een genaanschappelijke soort uit de Cross-rivier afstammen. Er zijn echter tot nu toe geen Tilapia gekend uit de Cross-rivier zodat het hier slechts om gissingen gaat.

De buitentanden van T.kottae zijn tamelijk stevig, en zoals TREWAVAS (1962) aangeeft, dikwijls met de hoofdpunt "emarginate". Deze hoofdpunt wordt door BOULENGER (1915) als puntig en spits afgebeeld, wat wel het gevolg van afslijting kan zijn, doch eerder een onjuiste tekening lijkt. De laterale buitentanden van T.kottae zijn dikwijls stomp konisch.

Tilapia deckerti THYS, 1967.

Kaart 4.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia deckerti THYS, 1967, p 350.

Bespreking.

De voornaamste kenmerken van deze soort van de Coptodon-groep, nl. het langgerekte lichaam en de sterk ontwikkelde snuit van speciale vorm, werden in de oorspronkelijke beschrijving voldoende aangeduid. Angezien er sindsdien geen nieuwe gegevens meer zijn bijgekomen, wordt voor verdere discussie naar dit artikel verwezen.

T. deckerti heeft vele numerieke kenmerken gemeen met T. kottae, en heeft bovendien een gelijkaardig keelbeen met de achterste keeltanden eveneens drie tot vierpuntig. Beide soorten bewonen een klein meer in éénzelfde biogeografisch gebied, nl. het woudgebied van West-Kameroen, en beide meren staan in verbinding met de Cross-rivier die ons ekologisch verschillend lijkt van de rest van de Niger-delta. Het is derhalve logisch te veronderstellen dat beide soorten van één en dezelfde nog ongekende soort uit de Cross-rivier zouden afstammen.

Tilapia sp CRO

Kaart 4.

Bespreking.

Dit is slechts een kode-naam voor een ongekende Tilapia-soort waarvan wij het voorkomen vermoeden in de Cross-rivier. Uit deze rivier zijn jaumer genoeg geen Tilapia bekend.

Deze Tilapia CRO zou tot de Coptodon-groep behoren, en qua numerieke en morfologische eigenschappen waarschijnlijk met T. kottae en T. deckerti verwant zijn. Voor meer hierover verwijzen wij naar de discussie omtrent deze beide soorten.

Tilapia tholloni (SAUVAGE, 1884). *Fig. 25, kaart 4.*

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chronis tholloni SAUVAGE, 1884, p 196

Chronis ozowensis GUNTHER, 1896, p 271.

Bespreking.

Deze soort behoort tot de Coptodon-groep, d.w.z. met een klein aantal kieuwdoornen, een kort en stevig keelbeen en met de achterste keeltanden driepuntig. Verder is deze soort te determineren door volgende kenmerken:

- eerder klein; max. 22 cm lang
- lichaam eerder langgerekt; hoogte tot ± 45 % St.l., uitzonderlijk neer
- snuit tamelijk spits, een konvex achterhoofd bij volwassen specinens
- staartvin duidelijk dicht met schubben bij volwassen specinens
- buikvinnen tamelijk lang
- buitentanden stevig doch slank, met evenwijdige randen, en niet steeds elkaar rakend, doch met vrije tussenruinten
- kleurpatroon met een middenrij zwarte vlekken op de flanken, en staartvin met een wit-zwart netwerk van lijnen en ronde vlekken.

Deze soort werd beschreven door SAUVAGE (1884) als Chronis tholloni naar drie specinens uit Franceville, Boven-Ogowe. Nadien werd deze soort ook vermeld als Tilapia door BOULENGER (1899) uit Mayunbe. Nieuwere beschrijvingen ook gesteund op dit nieuwe materiaal werden gepubliceerd door BOULENGER (1901 en 1915) en door PELLEGRIN (1903). BOULENGER (1915) vermeldt ook enkele Shiloango-specinens als T.melanopleura, en zo doet ook PELLEGRIN (1930). Beide vergissingen werden reeds door ons gerektificeerd (THYS, 1966). In onze studie van de kongolese Tilapia (THYS, 1964) hadden wij deze soort als de typische subspecies beschouwd doch ook T.congica als subspecies van T.tholloni gerangschikt. Later (THYS, 1966) hadden wij hierover reeds enige twijfel uitgedrukt, en nieuwere gegevens hebben tenslotte aangetoond dat beide vormen beter als afzonderlijke soorten worden beschouwd. Voor een meer uitgebreide discussie hierover verwijzen

wij naar de bespreking van T.congica.

De soortnaam Chronis ogowensis werd beschreven door GUNTHER (1896) naar één adult specimen uit Lanbarene, Ogowe. Enkele jaren later zou BOULENGER (1899) deze naam echter in de synonymie van T.lata rangschikken. GUNTHER (1899 en 1902) aanvaardde dit echter niet, doch determineerde nadien verscheidene T.busunana uit Ghana als C.ogowensis, wat de verwarring nog verhoogde. Bij de discussie hieromtrent vermeldde GUNTHER (zie voetnota, 1902, p 331) echter duidelijk de slankere buitentanden van het type van C.ogowensis als belangrijk soortkenmerk, en legde er tevens de nadruk op dat alleen het volwassen specimen uit Lanbarene type-specimen is. Samen met dit specimen zijn er inderdaad ook twee juveniele specimen uit Lanbarene bewaard, en deze waren door BOULENGER als syntypes beschouwd (zie ook THYS, 1966, p 77). De soortnaam T.ogowensis werd door PELLEGRIN (1904) echter in de synonymie van T.melanopleura (sensu PELLEGRIN, 1904) gezet en dit werd door BOULENGER (1915) overgenomen.

In 1962 vermeldde TREWAVAS echter dat T.ogowensis synoniem was van T.tholloni; en dit werd door ons (zie THYS, 1964) aanvaard in onze studie van de kongolese Tilapia. Na onze studie van de gabonese Tilapia (zie THYS, 1966) hebben wij echter geneend de soortnaam T.ogowensis te moeten rehabiliteren voor een soort die in de Beneden-Ogowe samen met T.tholloni en T.guineensis voorkomt. Deze soort werd eerst voorlopig door de Brigade des Pêches de Tilapia-III genoemd. Er werd echter uitdrukkelijk verklaard dat deze rehabilitatie onder voorbehoud geschiedde, d.w.z. tot een nader onderzoek van het type mogelijk was. Dit onderzoek heeft ondertussen plaats gevonden, en daardoor werden wij gedwongen onze mening te herzien. Hieronder de voornaamste gegevens van dit vergelijkend onderzoek (tabel THO-I).

In deze tabel werden slechts de voornaamste kenmerken opgenomen. Daarbij dient echter ook vermeld dat het type van C.ogowensis een spitse snuit heeft zoals de syntypes van T.tholloni; het type van C.ogowensis is tanelijk ontkleurd doch vertoont nog steeds een middenrij van donkere vlekken zoals bij T.tholloni, en enkele kleinere doch duidelijke verschillen in de vorm van het keelbeen wijzen eveneens op een identiteit met T.tholloni, veeleer dan met de Tilapia-III uit

de Beneden-Ogowe. Alleen door zijn lichaanshoogte is het type van C.ogowensis tanelijk afwijkend, echter t.o.v. beide vormen tegelijk. Al deze kenmerken samen dwingen ons dus T.ogowensis als synonien van T.tholloni te beschouwen.

In onze studie van de gabonese Tilapia (THYS, 1966, p 76) hadden wij de nadruk gelegd op de zeldzaamheid van T.tholloni nabij Lanbarene, en dit tevens als argument gebruikt voor onze rehabilitatie van T.ogowensis. Deze gegevens omtrent de "zeldzaamheid" waren echter gesteund op het ontbreken van deze soort in onze eigen verzamelingen, echter in volle regenseizoen ingezameld, en op mondelinge gegevens van dhr. ROLLET uit Lanbarene. Uit de studie van LOUBENS (1965) blijkt nu echter dat T.tholloni niet zo zeldzaam is te Lanbarene als door ons werd vermoed. En onze verdere veld-ondervinding heeft ons bovendien duidelijk geleerd dat een soort die zeldzaam is in regentijd, wel normaal kan voorkomen in het droge seizoen. Ook de afmetingen van de vissoort kunnen hier een rol spelen, en zo wordt de kleinere T.tholloni in Beneden-Ogowe minder gevangen daar aldaar vooral netten met grote mazen worden gebruikt. Deze z.g. zeldzaamheid kan dus nog moeilijk als argument tegen deze synonymie worden ingeroepen.

De synonymie van T.ogowensis met T.tholloni dwingt ons echter een nieuwe naam te geven aan de populaties reeds eerder (THYS, 1966) als T.ogowensis of T.aff.ogowensis gedetermineerd. Voor meer hierover verwijzen wij naar de discussie over T.nyongana sp.nov.

T.tholloni is slechts gekend uit de Boven- en Beneden-Ogowe, uit het Shiloango-bekken en de Zaïre, en uit de omgeving van de Stanley-Poël. Normaliter moet deze soort ook voorkomen in de Niari-Kouilou-bekken.

Tabel THO - I : Enige morfologische kenmerken van het type van Chromis ogowensis vergeleken met de populaties uit de Ogowe-rivier van T. tholloni en Tilapia aff.nyongana.

	<u>T. tholloni</u> naar THYS(1964 en 1966)	<u>T.ogowensis</u> Type	<u>Tilapia aff.nyongana</u> naar THYS (1966)
Hoogte in % st.l. Rugvinformule	max. 45% <u>XV-9</u> <u>XV-10</u> <u>XV-11</u> <u>XVI-10</u> 1 1 5 2	48,9 % XV-10	max. 46,1 % <u>XV-11</u> <u>XV-12</u> 1 12
- totaal	24(1x) 25(1x) 26(7x)	25	26 (1x) - 27 (12x)
Lengte buikvin in % st.l.	37,5 - 41,6 %	39,8 %	29,0-38,0 %
Schubben in l.l.	<u>27</u> <u>28</u> <u>29</u> 1 7 1	28	<u>29</u> <u>30</u> 10 3
Buitentanden			
- aantal	max.64(206mm)	62(175mm)	max 54 (246mm)
- vorm	slank	slank	stevig
Binnentanden			
- vorm	middenpunt licht dominant	middenpunt licht domi- nant	drie punten gelijk
Kieuwdoornen	<u>9</u> <u>10</u> <u>11</u> 3 2 4	10	<u>8</u> <u>9</u> <u>10</u> 2 8 3
Keelbeen; lengte tandenzone in % lengte keel- been	100 - 115,5 %	104,5 %	107-121 %

Tilapia margaritacea BOULENGER, 1916.

Fig. 26, kaart 4.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia margaritacea BOULENGER, 1916, p 329.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven naar vier volwassen specimens uit de Nyong-rivier in Kameroen, en werd tot nu toe slechts in deze rivier gevonden. T. margaritacea behoort tot de Coptodon-groep, en kan verder aan volgende kenmerken herkend worden:

- eerder klein (max. 175 mm) en langwerpig (hoogte tot 48,5 % St.l.)
- kieuwdoornen: 7-9
- buitentanden eerder slank, met spitse hoofdpunt dominant, de kleinere nevenpunt in laterale niet funktionele positie
- klein aantal schubben in longitudinale lijn (max. 29)
- klein aantal stralen in rugvin (max. 27)
- slechts 2 (zelden 3) rijen schubben op de wang
- kleurpatroon met fijne witte of wit-blauwe lijn dwars doorheen rugvin; kleur vooral geelachtig, met blauw-witte vlekken op wangen en snuit.

Deze soort werd door BOULENGER (1916) beschreven naar vier specimens uit Akonolinga op de Nyong-rivier, en daarbij beschouwde BOULENGER T. margaritacea als verwant met T. sparrmanii. PELLEGRIN (1929) determineerde nadien een ander specimen van T. margaritacea eveneens uit Akonolinga als T. meeki, en beide soortnamen worden door HOLLY (1930) vermeld in zijn soort-lijst voor Kameroen. DAGET (1960) identificeert opnieuw meerdere specimens afkomstig van Akonolinga, en beschouwt T. margaritacea als verwant met T. tholloni. In onze studie van de kameroenese Tilapia (zie THYS, 1966) gaven wij een uitvoerige beschrijving van meerdere specimens, ook uit andere lokaliteiten, evenwel allen uit de bovenloop van de Nyong-rivier. Hierbij drukten wij de mening uit dat T. margaritacea veel overeenkomst vertoonde met T. sparrmanii, wat eveneens het geval zou zijn met T. multiradiata. Nieuwere opzoekingen hebben echter aangetoond dat T. multiradiata hoogst waarschijnlijk een synoniem is van T. zillii, en dat T. sparrmanii met zijn kleine muil, ronde snuit en zijn tweepuntige achterste keeltanden duidelijk tot een andere groep, de

Tilapia-groep behoort, daar waar T.margaritacea met zijn spitse snuit en driepuntige keeltanden van de Coptodon-groep schijnt afgeleid. Door zijn eerder slanke buitentanden vertoont T.margaritacea wel degelijk enige gelijkenis met T.tholloni, eveneens van de Coptodon-groep en in een naburig gebied voorkomend, zodat wij thans meer de mening van DAGET wenssen te volgen inzake de natuurlijke verwantschap van T.margaritacea.

Sinds onze 1964-expeditie waarvan de resultaten in onze 1966-studie werden gepubliceerd, zijn geen nieuwe gegevens voor deze soort bekend geworden. Wij verwijzen dan ook verder naar onze 1966-publikaties.

Tilapia louka sp.nov. (in druk). ^{Fig. 27, kaart 4.}

Voor de volledige beschrijving, bespreking en argumentatie betreffende deze nieuwe soort verwijzen wij naar onze afzonderlijke beschrijving (zie bijlage), waar ook de voornaamste kenmerken en het onderscheid met T.guineensis, T.zillii en T.rheophila worden aangegeven.

Subgenus Dagetia subg.nov.

Deze nieuwe subgenus-naam wordt voorgesteld voor de soort Tilapia rheophila, omwille van het lage aantal schubbenrijen rond de staartsteel. Zoals in een bijzonderlijk artikel aange- toond (zie THYS,1969; in bijlage) is T.rheophila zeer nauw verwant en waarschijnlijk ontstaan uit T.louka. Deze laatste soort heeft echter zoals alle Coptodon-soorten 16 schubben- rijen rond de staartsteel, daar waar bij T.rheophila dit aan- tal slechts 12-14 bedraagt. Deze vermindering van caudale schubbenrijen is uitzonderlijk binnen het genus Tilapia sensu lato en wordt verder slechts bij T.guinasana aangetroffen. Voor T.guinasana werd echter een nieuwe subgenus-naam voorge- steld, en het belang gehecht aan de vermindering van caudale schubbenrijen, verplicht ons daarom hier eveneens een nieuw subgenus in te voeren. Dit nieuw subgenus wordt opgedragen aan Dr.J.DAGET, een frans specialist van de afrikaanse ichthyo- fauna en auteur van de type-soort.

Tilapia rheophila DAGET,1962. ^{Kaart 4.}

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia rheophila, DAGET,1962, p 51.

Bespreking.

Voor de volledige herbeschrijving en de bespreking van deze soort verwijzen wij naar ons recent artikel van haar verwant- schap en onderscheid met T.louka over deze beide soorten (zie bijlage THYS,1969).

De groep Sarotherodon sensu lato.

Deze naam werd als nieuw genus voorgesteld door RUPPELL (1852) voor de soort Tilapia melanotheron. Reeds uit de oorspronkelijke beschrijving blijkt dat deze soort zeer nauw verwant was met de andere Tilapia, en RUPPELL schrijft trouwens zelf "Totalhabitus der Chromiden" waarbij Chromiden voor Cichlidae wordt gebruikt, daar destijds Tilapia nilotica als de typesoort van Chromis werd beschouwd. RUPPELL beschrijft verder Sarotherodon als hebbende een naakt - niet met schubben bedekt - operculum. GUNTHER (1862) betwijfelde reeds de juistheid van deze observatie en stipt terecht aan dat deze operculum-schubben zeer gemakkelijk kunnen afvallen. Hij beschouwt Sarotherodon daarom voorlopig als een afzonderlijk genus waarvan echter het onderscheid met Chromis (sensu Tilapia) verder dient nagegaan. Zich steunend op de onvolledige beschrijving van T. zillii klasseerde GUNTHER deze soort eveneens bij Sarotherodon, zodat hij aldus een herbivore en een planktonofage Tilapia in één genus tesamen bracht. In een latere herziening van de Cichlidae zou BOULENGER (1899) de naam Sarotherodon melanotheron als nomen nudum beschouwen, evenwel zonder uitleg, en daarbij de soortnaam als synoniem van T. macrocephala vermelden, en de genusnaam als synoniem van Tilapia (sensu BOULENGER, d.w.z. een tiental genera tesamen; zie inleiding). Later zou REGAN (1920) de term Sarotherodon weer als subgenus gebruiken voor de grote groep van de mikrofage Tilapia, nl. die soorten waarbij het onderste keelbeen een lange voorlamella heeft. In onze vorige studies (zie THYS, 1963 en ook 1964 over Kongo-Tilapia) hebben wij deze zienswijze bijgetreden, zoals ook gebeurde door TREWAVAS (1966), die zelfs suggereerde Sarotherodon opnieuw tot genus te verheffen.

Het lijkt inderdaad mogelijk en zelfs aangewezen alle mikrofage Tilapia-soorten in éénzelfde subgenus Sarotherodon onder te brengen. Dit subgenus, overeenkomend met sectie III van onze determinatie-sleutel, kan met volgende kenmerken worden omschreven:

- onderste keelbeen met lange voorlamella, meestal langer dan de tandenzone; indien korter dan de tandenzone, dan is de totale lengte van het keelbeen veel groter (minimum 1,1 of 1,2 maal) dan de breedte

- keeltanden matig slank tot zeer fijn, tweepuntig tot haarkormig
- buitenste kaaktanden twee- of driepuntig, met slanke stelen; (in sommige soorten kunnen de buitentanden bij adulten konisch worden door afslijting); aantal buitentanden van \pm 30-40 bij jongen (\pm 5 cm tot 1.) tot 140 bij volwassen specimens
- kieuwdoornen: 12-28, meestal 18 of meer doch bij sommige soorten 12-18, en bij enkele dwergsoorten uit zoutmeren 11-12
- aantal schubbenrijen rond de staartsteel: 16-20
- voedingsregime: mikrofaag (naaginhoud bevat fijn detritus, algen, diatomea, enz.)
- broedbiologie: muilbroeden gebeurt bij alle soorten waarvoor de broedgewoonten bekend zijn; het muilbroeden gebeurt meestal door de wijfjes, soms door mannetjes of door beide sexen samen; de bevruchting geschiedt gewoon in het water of soms intra-buccaal.

De groep Sarotherodon sensu lato omvat een vijftigtal soorten, en het is mogelijk daarin acht onder-groepen te onderscheiden (zie sleutel van sectie III). Deze onderverdeling in acht groepen is gesteund zowel op morfologische als op ethologische (broedbiologie) en op zoögeografische kenmerken, en deze acht groepen dienen daarom beschouwd als goede natuurlijke indelingen, waarvoor een taxonomisch onderscheid mogelijk blijkt, en die dus zelf als subgenus kunnen beschouwd. Slechts voor twee groepen lijken de morfologische grenzen minder duidelijk. Wanneer wij echter daarom Sarotherodon als één groot subgenus zouden behouden, dan zou aldus een wanverhouding ontstaan met de andere subgenera qua aantal soorten (\pm 50 tegenover maximum 15 en gemiddeld 5-6) en eveneens qua appreciatie van de morfologische kenmerken, zoals tandvorm, beschubbing, enz. Het lijkt ons daarom aangewezen de groep Sarotherodon sensu lato verder in verscheidene subgenera te verdelen. Voor één dezer groepen kon echter moeilijk een voldoening gevende definitie worden opgesteld, en daarom werd voor deze groep geen nieuwe subgenusnaam voorgesteld (zie overzicht van sectie III en ook schema fig. 9).

Subgenus Danakilia subg.nov.

Deze nieuwe subgenus-naam wordt voorgesteld voor één enkele soort, T.franchettii, die van alle andere Sarotherodon-soorten (s.l.) sterk afwijkt door de vorm van kaaktanden en van het keelbeen. Bij deze soort zijn alle kaaktanden driepuntig en in rijen opgesteld, en bij het onderste keelbeen vinden wij de tanden tot ver vooraan op de voorlamella.

Een reeks andere afwijkende kenmerken worden bij de soortbespreking vermeld doch zijn waarschijnlijk te wijten aan het feit dat T.franchettii een dwergvorm is. De afwezigheid van mikrokieuwdoornen (afwezig of zeer onduidelijk) is waarschijnlijk te wijten aan het sterk alkalische milieu waarin deze soort leeft. De vorm en de schikking van de kaaktanden en de vorm van het onderste keelbeen zijn echter morfologisch zeer belangrijke kenmerken die tenvolle een subgeneriek onderscheid wettigen.

Dit nieuwe subgenus werd genoemd naar de Danakil-depressie in Ethiopië waar de type-soort, T.franchettii, als endemisch voorkomt.

Tilapia franchettii VINCIGUERRA, 1932.

Fig. 28, kaart 7.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia franchettii VINCIGUERRA, 1932, p 105.

Bespreking.

Deze soort neemt in het genus Tilapia een zeer afzonderlijke plaats in, en kan dan ook gemakkelijk herkend worden aan de combinaties van volgende kenmerken:

- kleine afmetingen; lengte max. 12 cm
- lichaam eerder langgerekt
- volwassen specimens met een achterhoofdsbult
- snuit tamelijk lang
- lippen breed en hoog
- alle kaaktanden driepuntig doch duidelijk in rijen gezet
- kieuwdoornen: 11-12
- keelbeen veel langer dan breed (breedte max. 85 % van lengte)
- keeltandenvlak zeer langwerpig met tanden tot ver naar voor op de voorlamella
- achterste keeltanden tweepuntig
- kleurpatroon: jongen met een rij (5-6) donkere middenvlekken, met enkele heldere vlekken op kop en staart, en met een duidelijke Tilapia-vlek; volwassen specimens meer effen gekleurd, met Tilapia-vlek minder duidelijk, doch steeds met heldere vlekken op kop en staart.

In de beschrijving van de soort T. franchettii werd door VINCIGUERRA vermeld dat alle keeltanden "unicuspidatis" zijn. Alle door ons onderzochte specimens hebben echter duidelijk alle kaaktanden driepuntig. Tevens wordt het grootste specimen opgegeven als zijnde 84 mm lang (= standaardlengte), daar waar wij slechts 74 mm vaststelden, zodat het hier waarschijnlijk om een drukfout gaat.

Deze soort is waarschijnlijk een dwergvorm afgeleid van Tilapia nilotica cancellata uit de Hawash-rivier. Als dwergkenmerken t.o.v. de stamvorm vermelden wij:

- kleinere afmetingen
- lagere aantallen vinstralen, schubben en kieuwdoornen
 - rugvin XIII-XV, 10 (totaal 23-25) tegen XV-XVI, 11-22 (totaal 27-28)

- anaalvin III, 7-8 tegen III, 8-10
- schubben in longitudinale lijn 26-29 tegen 29-34
- schubben rond staartsteel 16 (14 bij 1 spec.) tegen 18-20
- aantal nieuwdoornen 11-12 tegen 18-22.

Deze dwergkenmerken worden ook terug gevonden in verschillende graad bij twee andere kleine soorten uit zoutmeren, nl T. grahami en T. alcalica. Bij deze twee soorten zijn de buitentanden nog tweepuntig, en de keeltanden staan niet tot op de middenlamella van het keelbeen. Bij volwassen T. franchettii kunnen de rugvindoornen soms gebogen zijn, wat ook kan voorkomen bij T. grahami en in mindere mate bij T. alcalica. Bij T. alcalica kunnen we tevens een reductie van de rugvinnapijls vaststellen, en deze zijn zelfs volledig verdwenen bij volwassen T. grahami, doch blijven zeer duidelijk bij volwassen T. franchettii. Bij sommige andere Tilapia-soorten welke leven in zeer alkaliene omstandigheden kunnen de buitentanden soms ten dele of sporadisch driepuntig zijn, en dit is o.m. het geval bij T. vulcani, T. grahami, en bij de fossiele T. crassispinna, allen soorten min of meer nauw verwant met de polytypische T. nilotica. Bij geen enkele van deze soorten echter zijn alle buitentanden driepuntig zoals bij T. franchettii en geen enkele dezer soorten heeft een keelbeen met een zo naar voor uitgerokken tandenzone als bij T. franchettii. Deze soort neemt dus wel een zeer bijzondere plaats in binnen het genus Tilapia, en alhoewel duidelijk afgeleid van de grote en polytypische T. nilotica species, kan T. franchettii volgens onze mening best in een afzonderlijk subgenus worden gerangschikt.

Subgenus Neotilapia REGAN, 1920.

Deze naam werd als nieuw genus ingevoerd door REGAN (1920) voor de soort T.tanganicae, soort welke voordien bijna steeds bij het genus Petrochromis was gerangschikt. Van de andere mikrofage Tilapia verschilt T.tanganicae doordat alle kaaktanden driepuntig zijn, gelijk van vorm en in banden - niet in rijen - staan opgesteld. TREWAVAS (1946) herleidde Neotilapia echter tot synoniem van Tilapia s.l. daar sommige jonge specimens soms ook tweepuntige buitentanden kunnen hebben. Deze argumentatie kon ons evenwel niet overtuigen.- zoals hierna bij de bespreking van T.tanganicae uiteengezet - en daarom hebben wij Neotilapia terug als goed subgenus voorgesteld (zie THYS, 1963 en 1964) voor T.tanganicae samen met T.karomo. Deze laatste soort bezit dezelfde tandvorm en tand-schikking als T.tanganicae, en is endemisch voor de Malagarazirivier, die in het Tanganika-meer uitmondt, zodat T.karomo een zoogeografisch komplement vormt voor T.tanganicae. Het subgenus Neotilapia lijkt tot het Tanganika-bekken beperkt.

Tilapia tanganicae (GUNTHER, 1893).

Fig. 29, kaart 11.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chronis tanganicae GUNTHER, 1893, p 630.

Petrochronis andersonii BOULENGER, 1901, p 13

Haplochronis fasciatus (non PERUGIA) BORODIN, 1931, p 49.

Bespreking.

Deze soort, endemisch voor het Tanganika-meer, is vooral gekarakteriseerd door de vorm en de schikking aan de kaaktanden, nl. alle tanden driepuntig en in banden - niet in rijen - gerangschikt. Deze tandenschikking, die voor REGAN (1920) het basiskekenmerk was van het genus Neotilapia, wordt slechts bij T. karono terug gevonden, doch beide soorten zijn erg verschillend en de kenmerken tot soortonderscheid worden door POLL (1956) en THYS (1964) duidelijk aangegeven.

Alhoewel de geografische situatie en het tandenkenmerk dus zeer weinig twijfel laten bij de determinatie van een T. tanganicae, toch heeft deze soort een beroerde klassifikatie-geschiedenis achter de rug, en werd ze beurtelings als Chronis, als Tilapia, als Petrochronis, als Neotilapia en tenslotte terug als Tilapia gerangschikt. Hiervoor verwijzen wij naar onze synoniem-lijst in THYS (1964, p 121). Ook werd deze soort als Petrochronis andersonii beschreven naar specimens welke bij vergissing als uit het Edward-meer waren opgeschreven. De wel eigenaardige beschrijving als Haplochronis fasciatus werd door TREWAVAS (1946) rechtgezet.

In 1946 vermeldde TREWAVAS ook het voorkomen van tweepuntige tanden vóóran in de muil bij jonge T. tanganicae en besloot daaruit dat het genus Neotilapia REGAN niet kon gehandhaafd worden. Dit argument heeft echter slechts een relatieve waarde, vooral wanneer wij vaststellen dat dezelfde auteur voor het genus Serranochromis het voorkomen van konische tanden als genuskenmerk aanneemt, doch er zelf bij vermeldt dat specimens kleiner dan 60 mm Standaardlengte zowel tweepuntige als konische tanden kunnen hebben. Een licht afwijkende tandvorm bij juveniele specimens dient dus niet als absoluut kenmerk beschouwd, en wij aanzien Neotilapia daarom tenminste als een goed subgenus. Het verlenen van een generiek statuut aan deze naam, dient in het

algemeen kader van het genus Tilapia of zelfs van de Cichlidae overwogen, en kan niet op één enkel kenmerk alleen bevestigd zijn.

Tilapia tanganyicae werd blijkbaar (PHILLEMOTTE, 1955) in Ruanda-Urundi in de visvijvers gekweekt, doch er zijn ons geen verdere resultaten bekend.

Tilapia karomo POLL, 1948.

Fig. 30, kaart 11.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia karomo POLL, 1948, p 5.

Bespreking.

Deze soort, endemisch voor het Malagarazi-bekken, werd beschreven door POLL (1948) naar enkele volwassen specimens uit de Malagarazi-delta. Later (zie E.A.F.R.O., 1952 en LOWE, 1956) werd deze soort ook in het moerassige midden-gedeelte van het Malagarazi-bekken teruggevonden. Daarbij kon LOWE (1956) tevens het gedrag, de nestvorm en het eigenaardige genitaal-aanhangsel van het mannetje beschrijven. Uitvoerige beschrijvingen van T.karomo werden nadien nog gepubliceerd door POLL (1956) en THYS (1964).

Tilapia karomo heeft, juist zoals T.tanganicae, alle kaaktanden driepuntig en in zones gerangschikt, niet in rijen, doch is meer langgerekt van lichaam en snuit, en kan gemakkelijk van deze soort onderscheiden worden (zie THYS, 1964).

Het genitaal-aanhangsel van het mannetje is bij T.karomo veel langer dan bij de kwast-Tilapia en vertoont een aantal knobbels op de draden (zie LOWE, 1956). Deze werden door WICKLER (1964) als "Ei-trappen" geïnterpreteerd, en zouden dus een heel andere functie hebben dan de genitaal-kwast welke bij het mannetje van T.macrochir dient om bij de paarspelen de intrabuccale bevruchting te bevorderen, en welke bij de andere kwast-Tilapia waarschijnlijk dezelfde functie heeft. Om deze redenen beschouwen wij T.karomo veeleer als verwant met T.tanganicae op basis van de tandvorm, dan wel met de kwast-Tilapia. Met deze groep hebben beide soorten echter de heldere of rode bovenrand van de rugvin gemeen.

Subgenus Alcolapia subg.nov.

Dit nieuw subgenus wordt hier opgericht voor een drietal soorten van eerder kleine lichaamsbouw, en allen bewoners van zoutmeren in de oost-afrikaanse Graben. Deze drie soorten, nl. T.grahani (type-soort), T.alcalica en T.amphimelas, kunnen worden samengebracht op basis van volgende gemeenschappelijke kenmerken:

- kieuwdoornen: 10-15
- geen mikrokieuwdoornen
- borst- en buikschubben veel kleiner dan flankschubben.

De soorten T.grahani en T.alcalica zijn zeer nauw met elkaar verwant, en misschien wel identisch; de soort T.amphimelas vertoont eveneens veel morfologische gelijkenis, doch dit kan te wijten zijn aan konvergentie veroorzaakt door gelijkaardige ekologische levensomstandigheden. Deze problemen worden hierna bij de soortbesprekingen verder besproken.

Volgens ALBRECHT (1967) zouden de Alcolapia-soorten verwant zijn met en afstammen van de gesel-Tilapia (Loruwiala-groep). Daarbij steunt ALBRECHT zich vooral op de broedbiologie, nl. de nestbouw en de intrabucale bevruchting. Deze verwantschap is echter op zoögeografische gronden zeer moeilijk om aan te nemen (zie kaarten nrs 9-11-13). De argumenten betreffende de broedbiologie zijn eveneens weinig overtuigend, te meer daar de intrabucale bevruchting ook werd vastgesteld bij T.nigra.

Wij zijn trouwens van mening dat Alcolapia hoogst waarschijnlijk van T.nigra of van een met T.nigra verwante vorm afstamt.

ALBRECHT, een Duits vorser, bestudeerde het gedrag van drie Alcolapia-soorten zowel in de natuur als in aquaria. Dr.M.J.COE bestudeerde vooral de ecologie van T.grahani. De naam Alcolapia een samentrekking van de namen ALBRECHT, COE en TILAPIA, brengt hulde aan het werk van deze twee vorsers, en is tevens een allusie op het sterk alkaliene milieu waarin de betrokken soorten leven.

Tilapia grahami BOULENGER, 1912.

Fig. 31, kaart 11.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia grahami BOULENGER, 1912, p 519.

Bespreking.

Specimens van deze soort werden door BOULENGER eerst als juveniele T. mossambica beschouwd (zie WOODHOUSE, 1912) doch daarna als afzonderlijke soort beschreven. Een herbeschrijving met tekening werd door BOULENGER (1915) gepubliceerd in zijn "Catalogue".

Wij hadden de gelegenheid een reeks specimens uit het Hamburg Museum, en enkele specimens uit het British Museum te kunnen onderzoeken. Als voornaamste kenmerken vermelden wij

- gestalte eerder klein, tot max. 11 cm
- lichaam langgerekt (hoogte: 28-32 % St.1.)
- kieuwdoornen: 10-12
- geen mikrokieuwdoornen
- rugvindoornen gekromd
- rugvinstralen: 22-25; doornen XI-XIII
- geen wimpels bovenaan rugvin
- zeer kleine borst- en buikschubben
- mond breed
- buitentanden langwerpig met afgeronde lange spatelvormige hoofdpunt en relatief grote doch naar boven verschoven nevenpunt; ($1/3$ tot $1/2$ van tandbreedte); tand sterk gekromd ter hoogte van de nevenpunt
- binnentanden driepuntig met drie gelijke punten bij de jongen, doch met de middenpunt sterk overheersend en met langwerpige afgeronde spatelvorm bij de volwassen specimens
- keelbeen met lange voorlamella en kort tandenvlak (35-45 % lengte keelbeen); achterste keeltanden tweepuntig met nevenpunt soms afgestompt of afgesleten
- zeer typisch kleurpatroon; bovenkant donker blauw-grijs, tot wit op buik; schubben op flanken en staartsteel met witte vlekken, zodat een algemeen gevlekt aspect ontstaat, dat ook op zachte rugvin, staartvin en anaalvin doorloopt; voorste onderkant anaalvin en voorkant buikvin zwart; onderlip sterk wit; genitaalpapilla wit met zwarte ring er omheen.

Deze soort komt slechts voor in het Magadi-meer, een sterk alkalisch warm water meer in Oost-Afrika.

Na de beschrijving door BOULENGER (1912, 1915) bleef deze soort lange tijd onbestudeerd. COPLEY (1958) beschouwde T. grahami evenals sommige fossielen uit het Magadi-gebied, als een dwergvorm van T. nilotica en beweerde dat specimens van 2 1/2' uit het zoute water in zoetwater overgezet binnen de zes maanden tot 8 1/2' lang werden en dan niet van T. nilotica te onderscheiden waren. Dit wordt echter reeds betwijfeld door COE (1966) en de natuurobservaties door ALBRECHT (1967 en 1968) en kweekproeven door ALBRECHT & APFELBACH & WICKLER (1968) tonen aan dat COPLEY's verhaal uit de lucht is gegrepen. Deze laatste auteurs - COE en ALBRECHT & alii - geven tevens meerdere interessante gegevens over de ecologie en het gedrag van deze soort.

ALBRECHT & alii (1968) vermoeden dat T. grahami niet met T. nilotica maar wel met de groep der gesel-Tilapia zou verwant zijn, dus met T. macrochir of T. variabilis, en dit hoofdzakelijk op grond van het gedrag waarbij vooral de nestbouw (nest als afgeknotte kegel) en de intrabuccale bevruchting met de witte geslachtspapilla benadrukt werden. Zulke witte geslachtspapilla die sterk afsteekt tegen de zwarte omgeving wordt echter ook gevonden bij T. leucosticta en zelfs bij T. kottae van de Coptodon-groep, en de intrabuccale bevruchting was ook reeds lang vermeld voor T. nigra die geen gesel-Tilapia is. Slechts de nestvorm kan dus nog als argument gelden, doch de nestvorm is nog ongekend voor meer dan de helft der bestaande Tilapia-soorten, en dit is ook zo voor vijf van de acht soorten gesel-Tilapia, wat de waarde van de nestvorm als verwantschapsargument wel sterk verzwakt. De donkere bovenrand van de rugvin bij T. grahami wijst anderzijds veel meer naar de nilotica-esculenta-groep dan naar de gesel-Tilapia. Het aantal schubbenrijen rond de staartsteel bedraagt 18-20 zoals bij nilotica-esculenta en bij macrochir, en brengt dus geen oplossing.

De zeer kleine borst- en buikschubben, de gekronde rugdoornen, de afwezigheid van de rugvinwimpels en van mikrokieuwdoornen maken anderzijds dat T. grahami waarschijnlijk samen met T. alcalica, een zeer afzonderlijke plaats inneemt. Deze twee soorten dienen geklasseerd ergens in de nabijheid van

nilotica-esculenta-leucosticta of van de gesel-Tilapia, doch de juiste plaats kunnen wij op grond van onze huidige gegevens thans niet bepalen.

Alhoewel T.grahani zeer belangrijk lijkt voor ekologische en ethologische studies, is het economisch belang van deze soort bijna nihil.

Tilapia alcalica HILGENDORF, 1905.

Fig. 32, kaart 11.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia alcalica HILGENDORF, 1905, p 407.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door HILGENDORF naar 10 juveniele specimen uit de Nguruman-Salzsee welke later met het Natronmeer geïdentificeerd werd. De soortbeschrijving werd nadien her-nomen en bijgewerkt door BOULENGER (1915). Slechts vele jaren later zouden nieuwe gegevens over deze soort gepubliceerd worden. Zo ~~wijden~~ TREWAVAS & FRYER (1965) een korte discussie aan T.alcalica welke zij als verwant met, doch verschillend van T.amphimelas beschouwen, terwijl ALBRECHT (1967) enige gegevens publiceert over het gedrag en de ecologie van deze soort in de natuur.

De meeste museum-specimens van deze soort werden door ons slechts oppervlakkig nagekeken, vooral wegens tijdsgebrek doch ook daar TREWAVAS deze soort nauwkeuriger bestudeerde. Slechts enkele specimen (vide supra) - ons door het British Museum geschonken - konden voor een gedetailleerd morfologisch onderzoek gebruikt worden.

Deze soort lijkt ons zeer nauw verwant met T.grahani, en vertoont hetzelfde kleurpatroon (zie fotos bij ALBRECHT, 1967) doch verschilt van deze soort door volgende kenmerken:

- nuil iets sterker vooruitstekend
- rugvindoornen niet of bijna niet gekromd
- rugvinwipels sterk gereduceerd bij volwassen specimen doch met nog duidelijke punt tussen de doornen
- buitentanden van dezelfde vorm als bij T.grahani doch hoofdlob iets breder en groter t.o.v. de zijlob
- geen mikrokieuwdoornen (zoals bij T.grahani).

Deze verschillen met T.grahani zijn eerder gering, en de mogelijkheid werd overwogen dat het hier slechts om subspecies of om soortsynoniemen zou gaan. ALBRECHT (1967) beschrijft echter een licht verschillend gedrag, en TREWAVAS & FRYER (1965), die grotere reeksen konden onderzoeken, beschouwen T.alcalica ook als een geldige soort, zodat wij deze stelling hier ook aanvaard hebben.

TREWAVAS & FRYER (1965) bespreken deze soort echter als verwant met T.amphimelas. Op grond van de dubbel spatelvormige buitentanden (unicuspide bij T.amphimelas) en van het kleurpatroon, beschouwen wij T.alcalica echter als veel nauwer verwant met T.grahani dan met T.amphimelas. Deze drie soorten vormen echter door het ontbreken van mikrokieuwdoornen en de kleine borst- en buikschubben een duidelijk afgeleide groep van dwergsoorten binnen de Sarotherodon-groep (sensu lato).

Tilapia amphimelas HILGENDORF, 1905.

Fig. 33, kaart 11.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia amphimelas HILGENDORF, 1905, p 405

Tilapia manyarae HILGENDORF, 1905, p 406.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door HILGENDORF (1905) die in hetzelfde artikel eerst de mannetjes als T.amphimelas en daarna de wijfjes als T.manyarae beschreef. In een addendum bij dit artikel beschreef NEUMANN de kleuren van de levende vissen, afkomstig uit het Manyara-meer. Beide soortnamen werden door BOULENGER (1915) in zijn "Catalogue" overgenomen en beschreven, doch daarbij werd T.manyarae vóór T.amphimelas vermeld. Nadien werden geen verdere gegevens meer over deze soortnamen gepubliceerd. De synonymie van beide soorten werd terloops vermeld in het jaarverslag van de E.A.F.R.O. (1959), en later door TREWAVAS & FRYER (1965) in een kritische studie bevestigd waarbij tevens meer inlichtingen gegeven werden over de morfologie en de verspreiding van deze soort.

Uit de beschrijvingen en illustraties van HILGENDORF, BOULENGER en TREWAVAS & FRYER kunnen wij na het onderzoek van enkele museum-specimens volgende typische kenmerken afleiden:

- soort van de Sarotherodon-groep (sensu lato) d.w.z. keelbeen met lange voorlamella
- kieuwdoornen: 12-15
- geen nikrokieuwdoornen
- buitentanden verliezen nevenpunt bij volwassen specimens en worden konisch; binnentanden eveneens met gereduceerde of verdwenen nevenpunten en soms konisch
- rugvin met duidelijke doornwimpels
- rugvin met 24-26 stralen en XII-XIV doornen
- totale afmetingen tanelijk groot, tot 30 cm
- lichaam en vooral staartsteel tanelijk langgerekt
- buikschubben tanelijk klein, veel kleiner dan op flanken
- volwassen specimens met zeer konkaaf kopprofiel
- oog eerder klein (diameter: 11-20 (25) % Kopl.)

Uit de studie van TREWAVAS & FRYER blijkt dat T.amphimelas niet alleen voorkomt in het meer Manyara, maar ook in de meren

Kitangiri, Eyasi en Singida. De meren Kitangiri en Eyasi zijn thans in de regentijd nog steeds met elkaar verbonden. Beide andere meren, thans geïsoleerd, waren tijdens vroegere pluvi-aal-tijdperken waarschijnlijk met deze eerste meren verbonden, zodat T.amphinelas als een natuurlijk endemisme voor deze gebieden mag beschouwd.

TREWAVAS & FRYER beschouwen T.amphinelas als verwant met T.esculenta, en vermelden en bespreken trouwens het voorkomen in het Kitangiri-meer van specimens welke waarschijnlijk hybriden zijn tussen T.amphinelas en de aldaar ingevoerde T.esculenta. Het langgerekte lichaam, het sterk konkave kopprofiel, de hypertrofie van de snuit en de unicuspiet wordende buitentanden wijzen volgens ons anders veel meer op een verwantschap met de T.mossambica-groep. T.amphinelas bevindt zich trouwens in een gebied waar de nilotica-soortengroep en de mossambica-soortengroep elkaar raken, zodat beide verwantschappen geografische mogelijk lijken. Daar de mossambica-groep echter recent door TREWAVAS (1966) in detail werd bestudeerd wensen wij geen verder onderzoek aan deze kwestie te wijden.

Enkele gegevens over de ekologie van T.amphinelas werden gepubliceerd door KINOTI (1961) en door ALBRECHT (1967 en 1968). De foto door deze laatste auteur gepubliceerd lijkt ons echter tanelijk erg verschillend van de illustraties door BOULENGER (1915) en TREWAVAS & FRYER (1965).

Subgenus Nyasalapia subgen.nov.

Dit nieuwe subgenus wordt opgericht voor een groep van vier soorten uit het Nyasa-meer, en die aldaar een "species-flock" vormen, d.w.z. een groep van sympatrische en nauw verwante soorten die waarschijnlijk van één en dezelfde stamvorn afstammen. Deze vier soorten kunnen van de andere Tilapia-groepen onderscheiden worden door volgende kenmerken:

- lichaam eerder langgerekt, en kop relatief groot
- staartsteel zeer lang, bijna steeds langer dan hoog
- staartvin eerder kort met kleine schubben overdekt
- kieuwdoornen: 17-21
- sexueel kleur dimorfisme sterk uitgesproken in de paartijd, bijna onbestaande buiten de paaitijd
- mannetje zonder genitaalkwast
- muilbroeden gebeurt door wijfjes; de eitjes zijn groot (meer dan 3 mm diameter) van afmetingen en klein in aantal en de jongen worden zeer lang in de muil beschermd, zeker tot 15 mm maar soms tot 55 mm
- endemisch voor het Nyasa-meer (Kaart 11)
- duidelijke ekologische voorkeur voor pelagische wateren.

Voor deze duidelijk zeer bijzondere Tilapia-groep, hebben wij geen persoonlijk onderzoek verricht. De verschillende soorten kunnen hoofdzakelijk door de paaikleuren herkend worden, zodat men hier vooral op veldwerk is aangewezen. Wij verwijzen dan ook verder voor deze groep naar de uitstekende studies van TREWAVAS (1941), RICARDO & BORLEY & TREWAVAS (1942), LOWE (1952 en 1953) en JACKSON & ILES & HARDING & FRYER (1963).

De vier soorten welke tot deze groep behoren zijn:

- Tilapia squamipinnis (GUNTHER, 1864) ^{Fig. 34.}
beschreven als Chromis squamipinnis GUNTHER, 1864, p 311
Syn.: T.chungruruensis AHL, 1924, p 86
- Tilapia saka LOWE, 1952, p 1-65
Deze eerste beschrijving is veeleer als biologisch verslag bedoeld; de eigenlijke oorspronkelijke beschrijving verscheen slechts in LOWE, 1953, p 1035
- Tilapia lidole TREWAVAS, 1941, p 301
- Tilapia karongae TREWAVAS, 1941, p 302.

Deze vier soorten zijn endemisch voor het Nyasa-meer. Zij lijken niet nauw verwant met de Oreochromis-groep, die in het Nyasa-meer trouwens door T.shirana is vertegenwoordigd. Met de "macrochir"-groep van de kwast-Tilapia lijkt de verwantschap ook niet zeer duidelijk, doch wij vermoeden dat deze soorten-groep uiteindelijk van de macrochir-groep dient afgeleid.

Subgenus Loruwiala subgen.nov.

Dit nieuwe subgenus omvat een groep van acht allopatrische soorten, die hier vooral op grond van biogeografische en ethologische kenmerken worden samengebracht. Deze groep kan worden herkend aan volgende kenmerken:

- bovenrand van de rugvin bij volwassen specimens in scherp kleurencontrast met de rest van de vin; bovenrand wit tot oranje-rood of helrood; vin grijs tot zwart en meestal gevlekt
- genitaalpapilla bij volwassen mannetjes uitgegroeid tot een kwast, gevormd door een bifid verlengde papilla waarvan iedere helft in vele draden is uitgerafeld. Deze genitaalkwast speelt een rol bij de paarspelen en bij de intrabucale bevruchting
- de soorten van het subgenus Loruwiala vertonen een allopatrisch doch aaneensluitend verspreidingsgebied, dat tesamen een open halve ring vormt die zuidelijk rondom het kongolese evenaarsbekken is gelegen (zie ~~knapt~~ nr 13).

Het voorkomen van een genitaalkwast werd voor het eerst gesignaleerd door HILGENDORF & PAPPENHEIM (1903) voor T.rukwaensis en T.variabilis, echter voor beide soorten onder de onjuiste naam T.nilotica. In 1928 gaf GRAHAM een goede beschrijving van de genitaalkwast bij T.variabilis, en waarbij dit kenmerk voor het eerst ook als morfologisch systematisch kenmerk werd aangewend. Na 1945 geraakte de genitaalkwast van T.macrochir algemeen bekend in visteeltmiddelen en in 1964 vermelden wij zelf het voorkomen van deze kwast bij T.lepidura (zie THYS, 1964). TREWAVAS (in litteris 1967) maakte ons attent op de genitaalkwast bij T.upenbae, en wijzelf en TREWAVAS hadden onafhankelijk het voorkomen van een genitaalkwast vastgesteld bij T.angolensis.

Bij T.schëbischi werd tot nu toe geen genitaalkwast vastgesteld doch de argumenten welke ons er niettemin toe gebracht hebben deze soort bij dit subgenus in te delen, worden hierna uiteengezet bij de bespreking van deze soort. Bij T.salinicola werd evenmin een genitaalkwast vastgesteld; deze soort is echter duidelijk een lokale dwergvorm, afgeleid van T.macrochir, en waarbij de genitaalkwast misschien is verloren gegaan.

Omwille van deze enge verwantschap met T.macrochir wordt T.salinicola hier voorlopig bij het Loruwiala-subgenus geklasseerd.

Dat de genitaalkwast een rol speelt bij de paaispelen werd voor het eerst aangestipt door LOWE (1963), echter voor T.karomo, een soort hier beschouwd als behorende tot een ander subgenus, en waarbij de genitaalkwast trouwens een andere structuur vertoont. RUWET (1962 en 1963) signaleerde voor het eerst de juiste rol van de kwast en de intrabucale bevruchting bij T.macrochir. Deze ontdekking werd nogmaals beklemdoond door WICKLER (1965) die als eerste van de groep der "Geisel-Tilapien" spreekt; dit begrip en de broedbiologie van de meerdere verwante soorten zouden verder worden bestudeerd en uitgewerkt door ALBRECHT en APFELBACH (1967 en 1968).

De naam Loruwiala is een samentrekking van de namen LOWE, RUWET, WICKLER, ALBRECHT en APFELBACH, en brengt aldus hulde aan het werk van deze vorsers.

Vermelden wij hier tenslotte nog dat ook TREWAVAS onafhankelijk tot de konklusie was gekomen dat deze groep een taxonomisch onderscheid verdiende (in verbis, april 1968). TREWAVAS beschouwde de soort T.karomo eveneens als behorende tot deze groep, doch maakte geen melding van de soorten T.angolensis, T.lepidura en T.schwebischi. Daarentegen staat dat wij deze laatste drie soorten duidelijk als kwast-Tilapia hadden herkend, doch bij T.upenbae deze kwast niet hadden vastgesteld. De soort T.karomo wordt door ons echter bij een sterk verschillende groep gerangschikt; bij T.karomo komen inderdaad ei-knobbels of "ei-initiators" voor in de kwast, die aldus een totaal verschillende functie blijkt te hebben, en bovendien is de tand-vorm en tand-schikking bij T.karomo volledig verschillend van deze bij de andere Loruwiala-soorten gevonden. Het subgenus Loruwiala wordt daarom ook beschreven met de definitie en de soortlijst zoals door ons reeds voordien ontworpen.

De soort T.macrochir heeft in deze groep de geografisch meest centrale ligging, en het grootste verspreidingsgebied; bovendien is de broedbiologie van deze soort het meest en het uitvoerigst bestudeerd; om die redenen wordt T.macrochir hier als type-soort aangeduid.

Tilapia variabilis BOULENGER, 1906.

Fig. 35, kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia variabilis BOULENGER, 1906, p 447.

Bespreking.

De soort is de bekende "mbiri" endemisch voor het Victoria- en Kyoga-meer. PELLEGRIN (1905) verwarde deze soort eerst met T. galilaea en BOULENGER (1898) met T. nilotica, doch deze auteur beschreef medien deze soort als T. variabilis. GRAHAM (1928) zou medien het onderscheid tussen T. variabilis en T. osculenta duidelijk maken en beschreef daarbij als eerste de genitaalkwast bij het mannetje. Verdere beschrijvingen en gegevens over biologie, visserij-biologie en ethologie zijn te vinden in de vele publikaties van LOWE, FRYER, GREENWOOD, WELCOMME enz. (zie de "Annotated bibliography".)

T. variabilis is de enige soort Tilapia waarbij twee kleurvariëteiten binnen dezelfde soort bekend zijn, namelijk de normale blauw-grijze vorm en de meer zeldzame "piebald black and silver, variably blotched with bright orange" ook kortweg de "piebald"-vorm genoemd, welke eigenlijk zijn naam gaf aan deze soort. Uitzonderlijk kan één specimen van deze soort ook vier anaaldoornen vertonen (zie BOULENGER, 1915 en TREFAVAS, 1966) wat echter eerder als een abnormaliteit dient bestempeld.

T. variabilis werd uitgezet in verschillende kleine meren in Uganda, Konya en Tanzania, en werd in deze landen ook in visvijvers beproefd met wisselvallig succes.

~~N.B. MONOD (1946) beschrijft verscheidene kleurvariëteiten bij T. galilaea uit de Midden-Niger, zonder echter duidelijk te maken of het hier genetische variëteiten of tijdelijke kleurverschijnselen zijn; deze variëteiten werden later niet meer vermeld door DAGET (1954) zodat wij vermoeden dat het hier slechts om tijdelijke kleurverschillen gaat.~~

Tilapia upembae THYS, 1964 nov. comb.

Kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia nilotica upembae THYS, 1964, p 92.

Bespreking.

Voor de beschrijving van deze soort en de bespreking daaromtrent verwijzen wij naar onze studie van de kongolese Tilapia (THYS, 1964), waar deze vorm werd beschreven als subspecies van T. nilotica. Hierbij werden drie belangrijke morfologische kenmerken voorbij gezien, namelijk:

- de "upembae"specimens hebben de staartvin voeleer gevlekt dan gestreept
- de "upembae"specimens hebben de bovenrand van de rugvin bleek en scherp afgetekend (misschien geel-rood in leven), een kenmerk niet voorkomend bij de nilotica-groep, maar wel bij de kwast-Tilapia
- één mannetje van de "upembae"specimens vertoont een duidelijke kwast aan de genitaal-papilla; onze aandacht werd hierop gevestigd door Dr. TREWAVAS.

Deze drie kenmerken volstaan, ons inziens, om de "upembae" vorm als afzonderlijke soort te beschouwen, een konklusie tot dewelke Dr. TREWAVAS was gekomen door het onderzoek van specimens uit het Malagarazi-bekken. Bij onze studie van de kongolese Tilapia (zie THYS, 1964) konden wij echter over geen specimens uit dit bekken beschikken. Wel werd één specimen uit de Malagarazi-delta (zie THYS, 1964, p 27) beschouwd als verschillend van de T. nilotica regani uit het Tanganika-meer, doch ook als verschillend met de "upembae"vorm. Dit specimen (RG MRAC 105542) verschilt van de "upembae"populatie door een hoger lichaam (H: 53,8 % St.1. tegen 42-48 %) een kleiner oog (diam. 26 % Kopl. tegen 18-22,5 %) en de effen grijze staartvin (tegen gevlekt). De vinformules zijn D = XVI-13, wat normaal bij T. upembae doch niet frekwent (in Tab. IV, THYS, 1964 was bij vergissing XVII-13 gedrukt), en A = III-11 wat de modus is bij T. upembae. De bovenrand van de rugvin is bleek en scherp afgetekend, en dit specimen behoort daarom duidelijk niet tot de T. nilotica-groep. Dat er inderdaad specifieke identiteit heerst tussen dit specimen, de binnen-Malagarazi-populatie en de

Lualaba-populatie kunnen wij echter niet bevestigen. Dit probleem wordt echter door Dr. TREWAVAS verder uitgewerkt.

Samenfattend kunnen wij dus betreffende de "upembae"vorm besluiten:

- nieuw morfologisch onderzoek en de nieuwe gegevens verplichten ons de "upembae"vorm als afzonderlijke soort te beschouwen en deze soort behoort niet tot de nilotica-groep maar wel tot de kwast-Tilapia-groep
- volgens TREWAVAS zou een verwante Tilapia-vorm uit het Malagarazi-bekken en die vroeger door LOWE (1958) als verwant met nilotica werd vermeld, in feite identisch zijn met T.upembae; dit kon niet verder worden geïdentificeerd. De Malagarazi-populatie behoort zeker tot dezelfde groep als de "upembae"vorm, doch misschien is een subspecifiek onderscheid mogelijk of wenselijk.

Tenslotte dienen we hier ook nog te vermelden dat één specimen van T.upembae in het Tervuren-Museum slechts bij vergissing als syntype van T.christyi BOULENGER, 1920 werd beschouwd (zie THYS, 1964 en onze bespreking van T.rendalli hierbij).

T.upembae werd in de nabijheid van Manono in vijvers en in kleine stuwmeren gekweekt (als T.nilotica), doch er zijn ons geen resultaten hierover bekend.

Tilapia rukwaensis HILGENDORF & PAPPENHEIM, 1903.

Kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia nilotica rukwaensis HILGENDORF & PAPPENHEIM, 1903,
p 260 en 262.

Bespreking.

Deze soort, endemisch uit het Rukwa-meer, werd door HILGENDORF & PAPPENHEIM (1903) eerst als een afwijkende T.nilotica beschouwd. De uitvoerige oorspronkelijke beschrijving geeft echter duidelijk de verschillen met T.nilotica en T.nossambica aan, en daarbij vermelden de auteurs ook de verlengde genitaal papilla, welke zij ook bij een specimen uit het Victoria-meer (waarschijnlijk dus een T.variabilis) vaststelden. De naam T.nilotica rukwaensis wordt nochtans door deze auteur onder voorbehoud voorgesteld en slechts bij het einde van de beschrijving.

In de "Catalogue" door BOULENGER (1915 en 1916) wordt de naam rukwaensis nergens vernoemd. In een biologisch verslag over vissen en visserij van het Rukwa-meer wordt deze vorm echter als afzonderlijke soort vermeld door RICARDO-BERTRAM (1939, 1939) die duidelijk de sterk ontwikkelde genitaal papilla van het mannetje beschrijft. Verder vermeldt LOWE (1959) ook nog enkele biologische observaties door SWINNERTON (niet gepubliceerd).

Wij hadden slechts de gelegenheid enkele museum-specimens van deze vorm te onderzoeken. Zoals uit de beschrijvingen door HILGENDORF & PAPPENHEIM (1903) en BERTRAM (1939) reeds bleek is deze vorm zeer nauw verwant met T.macrochir uit het Luapula-Moëro-gebied. LOWE (1959) en TREWAVAS (mondelinge mededeling) beschouwen deze Rukwa-vorm echter als een afzonderlijke soort. Aangezien deze auteurs over beter materiaal beschikken dan wij, volgen wij hier deze opinie, en wachten verder op een meer nauwkeurige beschrijving door TREWAVAS. Door zijn algemene vorm en door het bezit van een genitaal-kwast bij het mannetje is T.rukwaensis echter zeer nauw met T.macrochir verwant, vooral met de Luapula-populatie.

Tilapia macrochir BOULENGER, 1912.

Fig. 36, kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

? Chromys chapmanii DE CASTELNAU, 1861, p 15 (nomen dubium)

T Tilapia macrochir BOULENGER, 1912, p 139

Tilapia sheshekensis GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 489

Tilapia alleni FOWLER, 1931, p 238.

Bespreking.

Deze soort behoort tot de groep van de kwast-Tilapia (of Loruwiala-groep), en kan herkend worden aan volgende kenmerken:

- kieuwdoornen: 21-26
- keelbeen met lange voorlamella, de laterale apophysen half tegen het been doch achteraan zeer duidelijk losstaand; tandenvlak hartvormig met spitse punt; keeltanden zeer dun nabij de punt, zeer dicht achteraan; achterste keeltanden tweepuntig met lage punt eerder stomp of afgerond
- mannetje met genitaal papilla kwastvormig verlengd
- vinformules: D: XV-XVI (XVII), 9-13 en A: III, 9-11 (modus 10)
- lichaam matig hoog
- kopprofiel bij jongen rechtlijnig en schuin, bij volwassen vissen zeer gebogen, snuit rond
- kleurpatroon: jongen grijs tot grijsgroen met enkele onduidelijke smalle verticale dwarsbanden op de flanken; vinnen grijs met onregelmatige bleke vlekken op de zachte onpare vindelen en soms bijna gelijkend op de staartvin; volwassen specimens groen-grijs met kleine zwarte vlekken op kop en wangen en bovenrand van rugvin rood; mannetjes in paaikleuren donker tot zwart met witte genitaalpapilla en rode rand bovenaan rugvin, en soms ook aan achterrand staartvin.

De soort T. macrochir komt voor in het Luapula-Moero gebied, in Opper-Katanga doch niet in het Upemba-gebied, in Noord Rhodesie (Zambia) en de Kafue-rivier doch niet in de Midden Zambezie, in het Okovango-bekken, de Cunene-rivier en de kustvlakte nabij Mossamedes.

Als nominale synoniemen van T. macrochir dienen besproken:

- Chromys chapmanii werd door DE CASTELNAU (1861) zeer beknopt beschreven naar specimens uit het Okovango-gebeid. Deze naam

werd door BOULENGER (1911 en 1915) in de synonymie van T.andersonii gezet wat daarna door GILCHRIST & THOMPSON (1919), BARNARD (1948) en anderen gevolgd werd. JACKSON (1961) meent echter dat de naam C.chapmanii prioriteit zou hebben op T.macrochir, wat echter door JUBB (1967) niet meer vermeld wordt.

De beschrijving van C.chapmanii door DE CASTELNAU vermeld zeer weinig goede kenmerken doch zegt "dent fines; beaucoup à 2 ou 3 tubercules" wat mogelijk op een Tilapia duidt en verder worden als A= III,10 en gele kleuren opgegeven wat wel met een dode T.macrochir zou kunnen overeen komen. Van de schubben wordt echter gezegd "couvertes de rugosités disposées en lignes concentriques" wat geen Tilapia-kenmerk is maar wel van een Serranochromis of Haplochromis. De beschrijving door DE CASTELNAU is dus duidelijk op een heterogeen materiaal of op een Haplochromis gesteund. Daar deze beschrijving verder zeer onvolledig is naar moderne maatstaven, en er geen type-specimen bewaard bleef, en de naam nooit als senior-soort-naam werd gebruikt lijkt het ons best deze C.chapmanii verder als "nomen dubium" te beschouwen.

- Tilapia sheshekensis werd door GILCHRIST & THOMPSON beschreven naar één specimen uit Shesheke op de Opper-Zambezi, juist nabij de type-lokaliteit van T.macrochir. REGAN (1922) was van mening dat het hier om een synoniem van T.andersonii zou gaan, doch BARNARD (1948) stelde T.sheshekensis in de synonymie van T.macrochir, wat sindsdien door JACKSON (1961) en JUBB (1961 en 1967) en anderen werd gevolgd. De beschrijving komt trouwens goed met T.macrochir overeen, en de anaalvin formule A= III,9 is zeer typisch voor deze soort.
- Tilapia alleni werd door FOWLER beschreven naar één volwassen specimen uit het Ngami-meer gebied. FOWLER geeft zelf toe dat dit type-specimen sterk met T.macrochir overeenkomt, doch er van verschilt door de vlekken op kop en kin. De kopvlekken op de tekening aangegeven zijn echter typisch voor T.macrochir, terwijl de vlekken op de kin eerder een individueel kenmerk zijn. FOWLER's beschrijving komt verder volledig met T.macrochir overeen, ook voor de anaalvin met A= III-10. De synonymie met T.macrochir werd eerst voorgesteld door BARNARD (1948) en ladien algemeen aanvaard.

Specimens van T. macrochir werden ook verward met T. nilotica voor het Luapula-Moero gebied (zie BOULENGER, 1915 en POLL, 1933, 1938, 1948) met T. andersonii voor Zambia en Katanga (zie BOULENGER, 1915 en GILCHRIST & THOMPSON, 1917 en DAVID & POLL, 1937) en met T. galilaea voor Zambia en Okovango (zie GILCHRIST & THOMPSON, 1917 en LADIGES, 1965), en met T. kafuensis (zie DE BONT, 1950). Het juiste onderscheid tussen T. macrochir en T. andersonii werd vastgesteld en uitgewerkt door MORTIMER (1960), en het onderscheid en de allopatrie met T. upembae werden door ons vastgesteld voor Katanga (zie THYS, 1964).

MORTIMER (1960) stelde vast dat de Kafue-vorm van T. macrochir een andere nestvorm vertoont, nl een afgeknotte kegel, dan de Luapula-Moero-vorm, waar het nest een stervorm heeft. Dit probleem werd door ons reeds eerder besproken (zie THYS, 1964, p 23). Hierbij dient nog gezegd dat in het Mwadingusha-meer zeker pootvisjes van T. macrochir werden uitgezet, evenwel zonder dat ons de herkomst daarvan bekend is. Dit probleem van verschillende nestbouw verdient wel verdere aandacht, doch dergelijke studies kunnen alleen in Afrika uitgevoerd worden.

Specimens uit de Luapula-rivier werden in 1943 reeds naar Elisabethstad gebracht om er in visvijvers gekweekt te worden. Pootvisjes van deze stam werden na 1945 over gans Kongo verspreid en ook naar Congo-Brazzaville, Gabon, Kameroen, Togo, Ivoorkust, Kenya, Uganda, Tanzania, Rhodesia en Zuid-Afrika en Madagascar uitgevoerd. Deze opsomming is zeker nog onvolledig. De Kafue-vorm werd als eerst T. kafuensis in Kipopo (Katanga) ingevoerd en vandaar als T. andersonii in Kivu en Ruanda Urundi verspreid; dezelfde vorm werd ook in Rhodesie en Zuid-Afrika ingevoerd, en in het Kariba-meer uitgezet.

Tilapia salinicola POLL, 1948.

Kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia salinicola POLL, 1948, p 15.

Bespreking.

Deze soort uit de zoutbronnen te Mwashia werd beschreven door POLL die T.salinicola daarbij beschouwde als een dwergvorm van T.nilotica, welke laatste soort ook ten onrechte uit Katanga vermeld was. In onze studie van de kongolese Tilapia hadden wij uitgemaakt dat alleen T.macrochir (zie THYS, 1964) in Opper Katanga voorkwam, en dat T.nilotica upembae (in feite T.upembae) alleen in de Upemba-depressie voorkwam. In onze discussie werd T.salinicola vooral als verwant met T.macrochir beschouwd, wat trouwens zoogeografisch de enige mogelijkheid is. T.salinicola heeft het zelfde kleurpatroon als T.macrochir en is in feite een dwergvorm van deze soort (maximum lengte 90 mm tegen 400 mm), verschilt verder van deze soort door:

- lichaam meer langwerpig; H: 33-39 % St.1. tegen 40-52 %
- kleiner interorbitaalbreedte: 24-34 % kopl. tegen 39-44 %
- groter oogdiameter: 26-34 % kopl. tegen 17-23 %
- kortere borstvin: 27-32 % St.1. tegen 36-49 %
- kortere rugdoornen en zachte rugstralen, laatste doorn: 35-45 % kopl. tegen 46-56 %
- minder buitentanden; 32 tot 40 tegen 56-120
- minder kieuwdoornen: 15-18 tegen 21-26

Al deze kenmerken wijzen dus duidelijk op een dwergvorm. T.salinicola heeft bovendien echter een kleiner aantal zachte rug- en anaalstralen dan T.macrochir, een licht asymmetrische staartvin, en bij de mannetjes van deze vorm werd nog geen genitaal-kwast gevonden. Alle kenmerken samen vormen voldoende argumenten om T.salinicola als goede soort te beschouwen.

In het gebied rondom Mwashia komen links en rechts van de Lufira verscheidene zoutbronnen voor, waarvan tenminste ook enkele andere een dergelijke Tilapia zouden bevatten. Ook uit Zambia (Noord Rhodesia) werd T.macrochir uit "Hot springs" vermeld. Daarbij verdient het enige aandacht dat MORTIMER (1960) vaststelde dat T.macrochir slechts een geringe zout-resistentie heeft en reeds 1,5 % zoutgehalte letaal is. De verschillende

zoutmeer- of zoutbronnen populaties van T.macrochir dienen dus wel degelijk adaptieve mutatievormen te zijn en een vergelijkende ekologische studie van deze populaties lijkt ons de moeite waard.

Bij de onderzochte T.salinicola is de bovenrand van de rugvin wit; waarschijnlijk is deze rood bij levende specimens, zoals bij T.macrochir. Evenals deze soort heeft T.salinicola 16-20 schubbenrijen rond de staartsteel. T.salinicola bezit eveneens mikrokieuwdoornen alhoewel deze weinig ontwikkeld zijn, en hierdoor verschilt deze soort van de andere soorten uit de zoutmeren, namelijk T.franchettii, T.alcalica, T.grahami en T.amphimelas bij dewelke de mikrokieuwdoornen ontbreken.

Tilapia angolensis TREWAVAS (in voorbereiding)

Fig. 37, kaart 13.

Bespreking.

In 1910 vermeldde BOULENGER (1910) enkele vissen uit de Beneden-Cuanza en Bengo-rivieren (Angola) als T.flavomarginata zonder er een beschrijving aan toe te voegen. In 1911 stelde BOULENGER deze naam echter in de synonymie van T.andersonii, ten onrechte zoals ons veel later is gebleken, en de Cuanza-Bengo-specimens werden nadien in BOULENGER's "Catalogue" dan ook als nrs 26-38 onder T.andersonii vermeld. Onder dezelfde naam beschrijft ook FOWLER (1919) elf specimens uit de Beneden-Cuanza, en in de beschrijving van deze specimens vermeldt hij duidelijk de ronde witte vlek in het midden van iedere schub, en de witte vlekken op alle vinnen behalve de borstvin, welke typische kenmerken zijn van T.angolensis.

Tijdens onze studie van de kongolese Tilapia (zie THYS, 1964) waren wij tot de konklusie gekomen dat T.flavomarginata geen synoniem was van T.andersonii, doch wel van T.schwebischi zoals ook door TREWAVAS (1962) was gevonden, en dat deze T.schwebischi niet verder zuidwaarts dan het Shiloango-bekken voorkwam. Dit werd trouwens nadien door de studie van de gabonese Tilapia bevestigd (zie THYS, 1966). Bovendien was deze soort in het Zaïre-gebied door T.lepidura vervangen, een soort van de kwast-Tilapia groep (THYS, 1963 en 1964).

De vraag tot welke soort de Cuanza-specimens dan wel behoorden bleef daarbij echter onbeantwoord.

Bij een vroeger bezoek aan het British Museum te Londen, nl in 1959, hadden wij gevraagd om deze specimens even vlug te kunnen nakijken en deze specimens bleken destijds door Dr. TREWAVAS afzonderlijk geklasseerd onder de voorlopige naam T.angolensis, daar deze specimens van de Gabon-Mayumbe T.schwebischi verschilden door een kleiner preorbitaalbeen. Na een vlug onderzoek dat deze eigenschap bevestigde, werd daarom ook geen verdere aandacht besteed aan deze specimens of populatie. In 1966 echter vermeldt TREWAVAS nog steeds deze Cuanza-specimens als behorende tot de T.schwebischi-reeks, waarbij deze naam bovendien zo ongeveer gebruikt wordt als groepsnaam tegenover de andersonii- en macrochir-groepen (in feite de mossambica en kwast-Tilapia-groepen) en zonder vermelding te geven aan de

geografische diskontinuiteit veroorzaakt door T.lepidura in de Zaire.

In 1967 hadden wij de gelegenheid in het Stockholm Museum acht Tilapia-specimens uit het Cuanza-gebied te onderzoeken, welke aldaar als T.andersonii gekatalogeerd waren, doch die duidelijk van deze en andere soorten verschillend bleken door volgende kenmerken:

- mannetje met genitaalkwast (niet zo bij T.andersonii)
- staartvin niet dik met schubben bedekt (niet zo bij T.lepidura)
- volwassen specimens met recht kopprofiel en spitse snuit (= gebogen en rond bij T.macrochir)
- kleurpatroon der volwassen specimens: lichaam en vinnen donker tot zwart met bovenrand rugvin rood (zoals bij T.macrochir), doch in het midden van iedere schub op de flanken een helder-witte vlek en met helder-witte ronde vlekken op de onpare vinnen en ook op de buikvinnen (door deze vlekking verschilt deze vorm sterk van T.macrochir en het is bovendien de enige Tilapia-soort met een duidelijke vlekking op de buikvin).

Al deze kenmerken wezen er duidelijk op dat het hier om een nog onbeschreven soort ging, en het verder morfologisch onderzoek van enkele uitgeleende specimens heeft dit trouwens bevestigd. Bij nazicht van al onze notas kwam echter ook aan het licht dat deze vorm dezelfde was als de Cuanza-specimens door TREWAVAS reeds eerder als T.angolensis afzonderlijk gezet. Hierover werd dan in april 1968 te Londen nogmaals van gedachten gewisseld met Dr.TREWAVAS die nog steeds niet overtuigd was van de soorteigenschappen van deze vorm. Na haar gewezen te hebben op de genitaalkwast van het mannetje, en op de witte vlekken op de flankschubben en op de buikvin, besloot Dr.TREWAVAS tenslotte deze soort weldra te beschrijven, waarschijnlijk als T.angolensis. Er wordt hier daarom afgezien van verdere beschrijving of discussie.

Tilapia lepidura BOULENGER, 1899.

Fig. 38, kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia lepidura BOULENGER, 1899, p 116.

Bespreking.

Deze soort werd door ons reeds eerder besproken en beschreven (zie THYS, 1964, p 20 en p 105). Uit deze gegevens en uit ons verder onderzoek kunnen we volgende hoofdpunten samenvatten:

- 1) Specimens van T. lepidura werden voorheen ook als T. andersonii gedetermineerd, en de naam T. lepidura werd ook gebruikt voor specimens van T. schwebischi, T. galilaea en T. upenbae (zie THYS, 1964 en "Annotated Bibliography").
- 2) T. lepidura is alleen met zekerheid gekend uit de Zaïre. BOULENGER (1899 en 1915) vermeldt echter dat het type door Mr. MONTEIRO in Angola werd verzameld; zonder verdere herkomst aanwijzingen. Doch MONTEIRO heeft alleszins ook vissen ingezameld op de angolese oever van de Zaïre, en het type van Tilapia monteiri BOULENGER, 1899 (in feite een synoniem van Haplochromis fasciatus) komt bv. uit Boma. Wij vermoeden dus dat het type van T. lepidura eveneens uit de Zaïre afkomstig is. Het verspreidingsgebied van deze soort blijft endemisch tot het Zaïre-gebied, alhoewel de zuidergrens niet juist bekend is.
- 3) Bij T. lepidura doet het wijfje aan muilbroeden en het mannetje vertoont een verlengde genitaal-kwast (13 mm bij een specimen van 164 mm totale lengte); deze soort behoort dus tot de groep der kwast-Tilapia.
- 4) T. lepidura vertoont bovendien qua kleurpatroon veel overeenkomst met T. schwebischi en T. angolensis, twee allopatrische soorten met dewelke volgende kleurkenmerken gemeen zijn:
 - bovenrand rugvin helder en scherp afgetekend (rood in leven?)
 - flanken met duidelijke vlekken in het midden van iedere schub.

T. lepidura vormt dus waarschijnlijk een natuurlijke groep met deze twee andere kwast-Tilapia.

Tilapia schwebischi (SAUVAGE, 1884).

Fig. 39, kaart 13.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Hemichromis schwebischi SAUVAGE, 1884, p 198

Tilapia flavomarginata BOULENGER, 1899, p 123.

Bespreking.

Mayumbe-specimens van deze soort werden door ons reeds eerder besproken in onze studie van de kongolese Tilapia (zie THYS, 1964) en de gabonese-specimens werden beschreven en besproken in onze studie over de Tilapia van Kameroen-Gabon (zie THYS, 1966). Voor verdere bespreking en morfologische kenmerken verwijzen wij naar deze beide studies.

Deze soort werd beschreven naar één groot specimen uit Franceville (Gabon) en waarbij door afslijting en ouderdom de buitentanden konisch waren geworden. Dit verklaart waarom SAUVAGE (1884) deze soort als Hemichromis klasseerde, en waarom deze nadien door BOULENGER (1898 en 1915) en door PELLEGRIN (1904) als Paratilapia werd beschouwd. PELLEGRIN (1904) vermeldde echter reeds dat alle overgangen van tandvorm mogelijk waren tussen deze vorm, en T. flavomarginata, een vorm enkele jaren voordien door BOULENGER (1899) voor twee Mayumbe-specimens beschreven. De soortnaam T. flavomarginata werd door PELLEGRIN (1903, 1904, 1906) trouwens gebruikt voor specimens uit Beneden en Opper Ogowe, en dezelfde auteur stelde ook het muilbroeden door het wijfje vast bij deze soort. In 1911 stelde BOULENGER echter ten onrechte T. flavomarginata in de synonymie van T. andersonii en onder deze laatste naam vermeldt BOULENGER in zijn "Catalogue" (1915) verscheidene specimens van T. schwebischi, doch ook van T. angolensis, T. lepidura en T. galilaea, wat de verwarring natuurlijk niet kleiner maakte. TREWAVAS en wijzelf kwamen nadien (vóór 1956) onafhankelijk tot de konklusie dat T. flavomarginata geen synoniem was van T. andersonii, en als T. flavomarginata vermelden DAGET (1960 en 1961) en LOUBENS (1965) deze soort dan ook uit Gabon en het Niari-Kwilu-bekken. Even later zou TREWAVAS (1962) de prioriteit van de naam T. schwebischi voor deze soort vaststellen wat wij trouwens nadien konden bevestigen (THYS, 1964 en 1966). In onze 1964-studie hadden wij echter ook enige jonge T. sanagaensis bij

T.schwebischi inbegrepen, wat echter in 1966 rechtgezet werd.

De soort T.schwebischi werd door ons hier beschouwd als verwant met de kwast-Tilapia's, alhoewel de verlengde genitaal-kwast bij het mannetje nog niet werd vastgesteld. Wij steunen ons echter op volgende argumenten:

- één volwassen wijfje met eitjes in de muil vertoont een bifide verlengde genitaal-papilla zoals bij het wijfje van T.macrochir
- T.schwebischi vertoont een duidelijk scherp afgelijnde bleke (inleven oranje-rode) bovenrand aan de rugvin; deze scherp afgetekende bovenrand wordt ook bij alle andere kwast-soorten gevonden, doch niet bij de nilotica en mela-notheron-galilaea-groepen
- op de flanken is T.schwebischi tamelijk helder van kleur doch met een roze-rode tot purpere vlek in het midden van iedere schub; dit kleurpatroon vinden we terug bij T.lepidura in de Zaïre (flanken grijs; vlekken bruin tot bruin-rood) en bij T.angolensis in de Cuanza (flanken zwart; vlekken helwit of parelkleurig) wat dus een mooie geografische successie vormt, met twee andere kwast-Tilapia
- de kwast-Tilapia zijn alle allopatrische soorten en verspreid over een open savanne-ring rondom het centrale regenwoud, onderbroken in het noorden; deze verspreiding wordt + gewijzigd ook voor andere visgroepen teruggevonden; T.schwebischi nu komt ook voor in de savannen van Opper-Gabon en Congo-Brazzaville, en lijkt eerder sekundair in het woudgebied van Beneden-Gabon terecht gekomen, en kan zoogeografisch best als laatste schakel van de reeks kwast-Tilapia beschouwd worden.
- T.schwebischi is in geen geval nauw verwant met T.mvogoi uit de Nyong-rivier, noch met T.sanagaensis uit de Sanaga, noch met T.galilaea boulengeri uit de Stanley-Pool, de drie andere geografisch meest nabij mikrofage Tilapia-soorten.

Om al deze redenen menen wij dus dat T.schwebischi, bij de groep der kwast-Tilapia dient gerekend. Zoals reeds gezegd verwijzen wij voor verdere discussie en referenties naar onze vroegere studies (THYS, 1964, 1966).

De Oreochromis-groep *of subgenus sensu lato*.

Kaarten 9, 10, 12.

Onder deze naam, in feite een groot en reeds polymorf subgenus, groeperen wij een soort uit Oost-Afrika welke op grond van een reeks zoogeografische en morfologische kenmerken kunnen gegroepeerd worden. Deze kenmerken zijn:

- 1) geografische verspreiding: alle soorten van deze groep bewonen de rivieren die naar de Indische Oceaan vloeien, of de kleine of grote meren welke door deze rivieren gedraineerd worden; de Oreochromis-soorten zijn bovendien de enige mikrofage Tilapia in dit gebied, en alleen in de Boven-Zambezi komt een soort van deze groep, nl T.andersonii, samen met een andere mikrofage Tilapia voor, nl met T.macrochir
- 2) sexueel dimorfisme: kleurverschil tussen mannetje en wijfje zeer uitgesproken, vooral tijdens de paisperiode; mannetjes dikwijls met zeer sterk ontwikkelde snuit en kaken
- 3) morfologische kenmerken:
 - kieuwdoornen: meestal 14-21 of soms 20-27
 - geen genitaal kwast bij het mannetje maar geslachtspapilla dikwijls zeer wit in een donkere zone
 - bovenrand rugvin meestal helder of roodachtig
 - anaaldoornen: III-VI, in hooggelegen gebieden meestal IV of meer, in warme zones meestal III.

Alhoewel tamelijk vaag, of algemeen, of met een grote amplitudo, toch blijken deze kenmerken te volstaan om een schijnbaar natuurlijke groep van meestal allopatrische soorten te kunnen omschrijven. Voor sommige soorten van deze groep hadden wij reeds enige morfologische opmetingen verricht op museumspecimens toen TREWAVAS (1966 en 1966) de voorlopige resultaten van haar veldonderzoek in Oost-Afrika publiceerde. Daarom hebben wij geen verdere inspanningen gedaan om de systematische samenhang en de soortkenmerken in deze groep te onderzoeken. Wij sluiten ons voorlopig aan bij de partiële resultaten door TREWAVAS gepubliceerd, wachtend op de "in extenso" publikatie ervan. Hierna geven wij slechts een kort overzicht dat hoofdzakelijk op de studies van TREWAVAS (1966) is gesteund en waarnaar wij verwijzen voor verdere discussie.

Tilapia nigra (GUNTHER, 1894)

Twee subspecies erkend door TREWAVAS, nl.

- T. nigra spilurus (GUNTHER, 1894)

synoniemen: Tilapia nyirica LONNBERG, 1911, p 41

Tilapia browni NICHOLS, 1923, p 1

Oreochromis d'anconai DI CAPORIACCO, 1947, p 197

verspreiding: rivieren Webi, Shebeli, Juba, Tana, Beneden

Athi, Voi, Natron-meer, Uaso Nyiro gebied. (Kaart 9)

- T. nigra nigra (GUNTHER, 1894) ^{Fig. 40}

synoniemen: Tilapia nilotica var. athiensis BOULENGER, 1916, p 345

verspreiding: Opper-Athi-rivier, Tuchi-rivier (Kaart 9).

Opmerking: GUNTHER (1894) beschreef in éénzelfde artikel en op dezelfde bladzijde (p 89= eerst Oreochromis niger (p 89, pl IX) en daarna Chromis spilurus (p 89, pl X). TREWAVAS (1966) geeft echter prioriteit aan de naam "spilurus" omdat die overeenkomt met een geografisch veel grotere populatie, wat haar een goede reden schijnt om de lijn-prioriteit te verwaarlozen. Wij wensen deze stelling echter hier niet bij te treden. Voor-eerst menen wij dat het prioriteits-principe in de meest absolute zin dient toegepast, aangezien het anders zinloos zou worden. En verder kan het feit dat een type-populatie slechts een "pars pro toto" is voor een soort, niet als geldig argument worden aanvaard, daar dit namelijk de basis is van het hele type-koncept. Om die redenen beschouwen wij T. nigra als de goede naam voor deze soort, en de beide subspecies als T.ⁿ nigra en T. n. spi-lurus.

Tilapia percivali BOULENGER, 1912.

Oorspronkelijke beschrijving

Tilapia percivali BOULENGER, 1912, p 676

Verspreiding: Warmwater-bronnen in noorden van Uaso Nyiro. (Kaart 9)

Tilapia korogwe LOWE, 1955.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia mossambica korogwe LOWE, 1955, p 356

Verspreiding: Pangani-rivier. (Kaart 9)

Tilapia hornorum TREWAVAS, 1966.

Fig. 42, kaart 9.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia hornorum TREWAVAS, 1966, p 406.

Verspreiding: Wami-bekken, en reeds in 1918 ingevoerd in Zanzibar.

Tilapia urolepis NORMAN, 1922.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia urolepis NORMAN, 1922, p 688.

Verspreiding: Rivieren Kingani, Rufigá, ? Mbemkuru. (Kaart 9)

Tilapia mossambica PETERS, 1852.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chromis (Tilapia) mossambicus PETERS, 1852, p 681

Chromis vorax PFEFFER, 1893, p 151

Chromis natalensis WEDER, 1896, p 147

Tilapia arnoldi GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 497.

Verspreiding: Beneden-Shiré, Benedenloop en delta van Zambezi-stroom en kuststrook tussen Zambezi-delta en Algoa Baai; in zoet en brak water. Thans bijna over de ganse tropische en subtropische wereld verspreid. (Kaart 9).

Tilapia mortimeri TREWAVAS, 1966.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia mortimeri TREWAVAS, 1966, p 413

Verspreiding: Middenbekken van de Zambezi-stroom, en Benedenloop van de Luangwa-rivier. Ook ingevoerd in Kipopo (Katanga) en Mwadingusha-stuwmeer. (Kaart 9)
Voor 1966 met T. mossambica verward.

Tilapia andersonii (DE CASTELNAU, 1861).

Fig. 43, kaart 9.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Chromys andersonii DE CASTELNAU, 1861, p 14

Tilapia kafuensis BOULENGER, 1912, p 138

Tilapia intermedia GILCHRIST & THOMPSON, 1917, p 482.

Verspreiding: Opper-Zambezi-bekken, Kafue-rivier, Okovango en Ngami-bekken, Cunene-rivier.
Ingevoerd in Kipopo (Katanga), in Zuid-Rhodesia en Zuid-Afrika.

Tilapia hunteri (GUNTHER, 1889) ^{Fig. 44, kaart 10.}

Oorspronkelijke beschrijving.

Oreochromis hunteri GUNTHER, 1899, p 70.

Verspreiding: Chala-meer op de Kilimanjaro-flanken.

Tilapia jipe LOWE, 1955.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia jipe LOWE, 1955, p 354.

Verspreiding: Jipe-meer beneden aan de Kilimanjaro. (Kaart 10)
Thans ook in Pangani-rivier ingevoerd.

Tilapia girigan LOWE, 1955.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia girigan LOWE, 1955, p 355.

Verspreiding: Jipe-meer. Ook in Pangani-rivier ingevoerd. (Kaart 10)

Tilapia pangani LOWE, 1955.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia pangani LOWE, 1955, p 356.

Verspreiding: Pangani-meer. (Kaart 10)

Tilapia ruvumae TREWAVAS, 1966.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia ruvumae TREWAVAS, 1966, p 57.

Verspreiding: Ruvuma-bekken. (Kaart 12)

Tilapia placida TREWAVAS, 1941. ^{Fig. 41, kaart 12.}

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia placida TREWAVAS, 1941, p 306.

Verspreiding: Bekkens van Beneden-Zambezi, Pungwe, Beneden-Buzi, Save, Beneden-Sabi en Lundi-rivieren.

Tilapia shirana (BOULENGER, 1896).

Twee subspecies:

Tilapia shirana shirana (BOULENGER, 1896)

Oorspronkelijke beschrijving.

Oreochromis shiranus BOULENGER, 1896, p 916

[Verspreiding: Nyasa-meer en Opper-Shiré-rivier. (Kaart 12)

Tilapia shirana chilwae TREWAVAS, 1966.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia shirana chilwae TREWAVAS, 1966, p 52.

[Verspreiding: meren Chilwa en Chiuta. (Kaart 12)

Voortgaande op de gegevens van LOWE (1955) en TREWAVAS (1966) kan men in de grote Oreochromis-groep drie groepen van verwante soorten onderscheiden, namelijk de groep nigra-percivali-korogwe-urolepis-nossanbica-mortimeri-andersonii, de Kilimanjaro-soorten hunteri-jipe-girigan-pangani, en de zuidelijke groep met vier doornen aan de anaalvin namelijk ruvumae-shirana-placida. Voor verdere gegevens over interne verwantschappen binnen deze grote of kleinere groepen verwijzen wij eveneens naar de gegevens van deze auteurs.

De naam Oreochromis werd door GUNTHER (1889) ingevoerd als nieuw genus voor de soort T.hunteri op basis van de vier anaaldoornen. Enkele jaren later beschreef GUNTHER (1894) een tweede soort als Oreochromis, nl. T.nigra, en BOULENGER (1896) voegde hieraan nog een derde soort toe, nl. T.(o.)shirana. Deze drie soorten hebben allen vier of meer doornen aan de anaalvin. Slechts twee jaar later zou BOULENGER (1898 en 1899) het genus Oreochromis als synoniem van Tilapia sensu lato beschouwen, evenwel zonder uitleg. PELLEGRIN (1904) behield echter het genus Oreochromis voor de Tilapia-soorten met vier anaaldoornen, doch werd hierin niet gevolgd, zodat de synonymie ingevoerd door BOULENGER en in zijn Catalogue (1915) bevestigd, algemeen aanvaard bleef. In een vorige studie (zie THYS, 1963) hebben wij de naam Oreochromis gebruikt als groepsnaam, veeleer als subgenus doch zonder duidelijk taxonomisch statuut, voor de soorten hier thans geklasseerd onder Oreochromis, Alcolapia en Nyasalapia. Nieuwere gegevens, en de algemene onderverdeling

van het genus Tilapia hebben ons er thans toe gebracht de naam Oreochromis te gebruiken als subgenus voor de soorten hiervoor opgesomd, en waarvan de gemeenschappelijke morfologische kenmerken bij de aanvang van dit hoofdstuk worden besproken.

Groep Tilapia nilotica en verwante soorten.

Onder deze titel bespreken wij hier de groepen III-G en III-H uit ons determinatie-overzicht. Deze beide groepen omvatten in feite één grote molymorfe soort samen met enkele verwante soorten welke allen samen tamelijk dicht de algemene definitie van Sarotherodon s.l. benaderen, en daarom moeilijk duidelijk van de andere groepen binnen Sarotherodon s.l. te onderscheiden zijn. Deze soorten kunnen gegroepeerd op basis van volgende gemeenschappelijke kenmerken:

- kieuwdoornen: 17-25
- keelbeen langer dan breed of met lange voorlamella (niet zeer verlengd)
- achterste keeltanden tweepuntig, niet haervornig
- buitentanden matig fijn, nooit met zeer slanke stelen of met gekronde kronen
- geen uitgesproken sexueel dimorfisme (noch in morfologie noch in kleuren)
- broedbiologie: muilbroeden gebeurt door wijfjes; geen bijzondere nestbouw, geen ingewikkelde paaispelen
- voedingsregime: mikrofaag doch niet extreem.

De soorten vormen waarschijnlijk een oude groep die slechts weinig gedifferentieerd is t.o.v. de ancestrale mikrofage Tilapia, en die daaron moeilijk te karakteriseren valt. Stippen wij echter aan dat TREWAVAS in een manuscript een nieuwe subgenusnaam voor deze groep in voorbereiding heeft, en dit is een andere reden waarom wij hier zelf geen nieuwe naam voorstellen.

De groep "nilotica en verwante soorten" lijkt beperkt tot de savannen ten noorden van het regenwoud. ^(Kaarten 4 en 8) Alhoewel de verspreidingsgebieden thans gedeeltelijk elkaar overlappen, kan deze groep best uit een reeks allopatrische soorten ontstaan zijn nl.:

T.nilotica: gebied van Opper-Nijl, Hawash-bekken

T.aurea: gebied van Midden- of Beneden-Nijl en Tchaad

T.leucosticta: gebied rondom Edward-meer

T.esculenta: gebied rondom Victoria-meer.

De verspreiding en het samenkomen van T.aurea en T.nilotica in de Beneden-Nijl en in West-Afrika zou best door de faunistische migraties en uitwisselingen tijdens het Kwartair kunnen verklaard worden.

Tilapia aurea (STEINDACHNER, 1864).

Kaart 8.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

? Chromis dumerilii, STEINDACHNER, 1864, p 225

? Chromis g  ntheri STEINDACHNER, 1864, p 228

Chromis aureus STEINDACHNER, 1864, p 229

Tilapia nilotica exsul STEINITZ, 1951, p 531

Tilapia monodi D  GET, 1954, p 334

Tilapia lemassoni ELACHE & MITON, 1960, p 217

Tilapia kacherbi WUNDER, 1960, p 13.

Bespreking.

De soort T. aurea behoort tot de Sarotherodon-groep (= sensu lato) en is verwant met T. nilotica, doch kan onderscheiden worden aan volgende kenmerken:

- kieuwdoornen: 18-28, meestal 20-26
- keelbeen als bij T. nilotica, dwz met lange voorlamella doch met driehoekige tandenzone; keeltanden fijn doch niet te dicht op elkaar, achterste keeltanden duidelijk tweepuntig
- rugdoornen: XV-XVI (zelden XVII), tegen (XVI)-XVII-XVIII bij T. nilotica
- totaal aantal rugstralen: 27-30 (modus 28-29) tegen 29-31, bij T. nilotica (modus 30-31)
- rugvin met roodachtige of oranje-gele wimpels of bovenrand (zwart in T. nilotica)
- staartvin effen of gevlekt, nooit vertikaal gestreept.

Deze soort werd beschreven door STEINDACHNER (1864) en door deze auteur zelfs enkele jaren later (1870) in de synonymie van Chromis niloticus gezet. BOULENGER (1899) beschouwde T. aurea als synoniem van T. affinis (in feite een synoniem van T. guineensis) en PELLEGRIN (1904) zette deze beide soortnamen in de synonymie van T. melanopleura, een schikking die door BOULENGER (1915) werd overgenomen, en aldus bestendigd voor lange tijd. Nochtans werden specimens van deze soort bijna steeds verward met T. nilotica en aldus gedetermineerd en gesignaleerd door GUNTHER (1865), TRISTRAM (1865 en 1884), SAUVAGE (1880), LORTET (1883), BOULENGER (1899, 1907, 1915), PELLEGRIN (1904), TREWAVAS (1938 en 1942), TORTONESE (1938), en THYS (1964, Isra  l specimens alleen).

Voor verdere gegevens verwijzen wij naar de geannoteerde bibliografie.

Specimens van T.aurea uit de Boven-Niger werden echter eerst door DAGET (1948) als T.neudelotii gedetermineerd, en nadien als T.monodi beschreven. STEINITZ (1951) beschreef een afwijkende populatie uit Ein Fashkka nabij de Dode Zee als T.nilotica exul, en BLACHE & MITON (1960) beschreven juveniele T.aurea uit het Tchaadbekken als T.lemassoni, alhoewel BLACHE (1965) nadien en T.lemassoni en T.monodi vermeldde uit dit gebied. De soort T.aurea werd ook nog herkend in de Nijl-delta door ELSEER (1958) en door WUNDER (1960) en respectievelijk als Tilapia "vashabi" en Tilapia "kacherbi" vermeld, terwijl FISHELSON (1962) van de Tilapia sp. "blue" spreekt voor Israël.

Al het voorgaande werd uitvoeriger uiteengezet door TREWAVAS (1965) die daarbij het verschil tussen T.nilotica en T.aurea duidelijk stelde, en tevens de verschillende geografische verspreiding van beide soorten beschreef, zodat wij voor verdere discussie naar dit artikel verwijzen.

De soort T.aurea () sensu TREWAVAS, 1965) komt voor in de Senegal-rivier (delta en middengedeelte), in de Midden-Niger tot Bussa (niet in Beneden-Niger), in het Tchaad-meer en de Beneden-Shari en Logone-rivieren, in de Nijl-delta vanaf Keiro (niet in brak water), in Israël en het Jordaan-bekken. De soort komt niet voor in de Opper- en Midden-Nijl en wij konden persoonlijk vast stellen dat deze soort ook ontbreekt in de Gambia-rivieren in Ivoorkust, in het Volta-bekken, in Togo en Dahomey. Het verspreidingsgebied van T.aurea is dus duidelijk zeer sterk in twee gebieden verdeeld, enerzijds de smalle sahel-strook van Senegal tot Tchaad, en anderzijds de Nijldelta en het Jordaan-bekken.

Wij hadden de gelegenheid de soort T.aurea in Senegal levend te observeren, waarbij ons het geel-groene gevlekte aspect duidelijk opviel. Dit gevlekte aspect is ook duidelijk op de geformaliseerde specimens uit Tchaad en Niger die wij konden onderzoeken, alhoewel DAGET (1954) en BLACHE & MITON (1960) slechts spreken van "teinte générale foncée" en "coloration générale sombre" zonder de groene tinten te vermelden, zoals bij de Senegal-specimens. FISHELSON (1962) en TREWAVAS (1965) spreken echter steeds van de "blue Tilapia" voor Israël en de Nijl-delta, en een blauw-purper specimen door ons gefoto-

grafeerd in het Stuttgart-aquarium en door ons als verschillend van de senegalese T.aurea beschouwd, werd door TREWAVAS gedetermineerd als identisch met de Jordaan-vorm door haar bestudeerd. Dit doet bij ons enige twijfel rijzen nopens de subspecifieke of specifieke identiteit van de Nijl-Jordaan-vorm en de Senegal-Niger-Tchaad-vorm. Het is ons echter onmogelijk dit probleem thans verder uit te diepen.

Naast de oorspronkelijke beschrijving van Chronis aureus beschreef STEINDACHNER (1864) in hetzelfde artikel twee andere soortnamen als nieuw, en aldus vinden wij na elkaar:

p 225 - Chronis dumerilii; beschrijving met in toto tekening (pl VII, fig 1)

p 228 - Chronis g ntheri; beschrijving met als tekening alleen schema van kop (pl VIII, figs 3-4)

p 229 - Chronis aureus; beschrijving met in toto tekening (pl VIII, fig 5).

Als vindplaats voor deze drie soorten wordt opgegeven "West Africa" wat door TREWAVAS (1965) voor C.aureus tot Senegal werd herleid. Dit mag waarschijnlijk ook voor beide andere soorten gebeuren. TREWAVAS (1965) bespreekt echter alleen de naam C.aureus, zodat wij thans even een verdere bespreking geven.

Het type-specimen van Chronis dumerilii lijkt volgens de tekening zeer veel op Chronis aureus en vertoont  enzelfde gevlekt uitzicht, en heeft bovendien evenals C.aureus een duidelijke bleke rand bovenaan de rugvin. Ook in de tekst van de beschrijving is geen noemenswaardig verschil met C.aureus te bespeuren, tenzij in de formules van rug- en anaalvin (D: XV-10 tegen XV-12 en A: III-9 tegen III-10). De naam C.dumerilii werd door STEINDACHNER (1870) in de synonymie van C.niloticus gezet, door BOULENGER (1899) als verwant met T.macrocephala beschouwd, wat door PELLEGRIN (1904) werd overgenomen, en tenslotte door BOULENGER (1915) als synoniem van T.mossambica (!) gerangschikt, wat sindsdien zonder wijziging is gebleven.

In de Senegal-rivier en delta, de vermoedelijke type-herkomst van C.dumerilii, komt echter slechts  en soort voor met de bovenrand van de rugvin bleek (rood-oranje in leven) en met een gevlekt uitzicht, naml k T.aurea. De rugvin-formule XV-10 is echter bij T.aurea nooit vastgesteld, wel echter XV-11, doch een verschillende tel-methode lijkt ons niet uitgesloten.

Chronis dumerilii zou dus identisch kunnen zijn met C.aureus, en zou dan prioriteit dienen te krijgen. Daar wij echter het type niet konden onderzoeken blijft hierover enige twijfel bestaan, en verkiezen wij voorlopig de schikking van TREWAVAS (1965) bij te treden.

De beschrijving van de naam Chronis güntheri werd slechts met een schematische tekening van de kop geïllustreerd. De beschrijving geeft verder zeer weinig preciese aanduidingen en als vinformules worden $D = XV-11$ en $A = III-10$ opgegeven. Deze soortnaam werd door STEINDACHNER (1870) zelf in de synonymie van T.nilotica gezet, en dit bleef sindsdien onveranderd. De rugvin-formule $XV-11$ is evenwel nog nooit vastgesteld bij de west-afrikaanse T.nilotica die meestal XVII en zelden XVI rugdoornen en 12-13 zachte stralen bezitten. De vorm van de muil (tamelijk klein op de tekening, slechts tot aan het neusgat reikend) is ook abnormaal voor een T.nilotica, doch eerder typisch voor een T.galilaea, een soort waar $D = XV-11$ normaal voorkomt. Wij zijn dan ook eerder geneigd de naam C.güntheri als synoniem van T.galilaea te beschouwen. Maar STEINDACHNER (1864) vermeldt ook "Dorsale, Anale und Caudale sind abwechselnd hell und dunkel gefleckt oder gebändert" wat weer op T.aurea of T.nilotica zou wijzen. Ook deze naam dient daaron, tot nader onderzoek van het type als "nomen dubium" beschouwd.

Tijdens ons laatste bezoek aan het British Museum te Londen (april 1968) werd ons door TREWAVAS ook een specimen uit Sierra Leone getoond, door haar als T.aurea gedetermineerd. Dit specimen is tamelijk ontkleurd, doch vertoont veel gelijkenis met T.aurea alhoewel de numerieke kenmerken ($D : XVI-13$; $A : III-11$; $Sq.11. : 33$) meestal de grenswaarden van deze soort aannemen. Tevens is er een rij 3-4 onduidelijke donkere middenvlekken voorhanden. Naast de geografische anomalie is dit een andere reden waarom wij moeilijk kunnen aanvaarden dat het hier om een T.aurea zou gaan. Zonder onderzoek van meerdere specimen of van levende specimen kunnen wij thans echter geen andere oplossing voorstellen, alhoewel wij het vermoeden durven uiten dat het hier om een nog ongekende soort gaat.

Tilapia leucosticta TREWAVAS, 1933.

Kaart 8.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia leucosticta TREWAVAS, 1933, p 318

Tilapia trewavasae POLL, 1939, p 37.

Bespreking.

Deze soort van de Sarotherodon-groep (sensu lato) komt voor in de meren Edward en George en in het Albert-meer. In dit laatste meer komt hij voor samen met T.nil.nilotica en T.galilaea, en in de eerste twee meren samen met T.nilotica eduardiana. Specimens uit het Albert-meer werden reeds in 1925 door SCHOUTEDEN ingezameld, doch werden blijkbaar in de musea niet onderscheiden van T.nilotica (zie THYS, 1964). Specimens uit de meren George en Edward werden in 1930-31 ingezameld door WORTHINGTON, doch werden ter plaatse in Afrika ook niet als verschillend van T.nil.eduardiana aangezien. TREWAVAS (1933) stelde echter duidelijk het onderscheid vast, en beschreef deze soort als T.leucosticta, een naam zinspelend op het groen-witte gevlekte aspect van deze vissoort. T.leucosticta in vergelijking met T.nilotica is langwerpiger en heeft minder rugvinstralen en rugdoornen, en schubben; de algemene kleur is donkerder (groen tot donker groen) doch meer gevlekt, vooral op de vinnen, de bovenrand van de rugvin is bleek (soms rood bij levende specimens) tegenover donker of zwart en de vorm van de tandzone op het keelbeen is verschillend (zie TREWAVAS, 1933 en THYS, 1964). Meerdere bijkomende gegevens over de Edward-meer vorm werden nadien gepubliceerd door DAVID & POLL (1937) en POLL & DAMAS (1939). Daarbij beschreef POLL (1939) eveneens enkele langwerpige specimens uit de Rutshuru-rivier als T.trewavasae. In onze studie van de kongolese Tilapia hebben wij er op gewezen dat deze ietwat langere type-specimens duidelijk tot T.leucosticta behoren. LOWE (1957) had trouwens in een uitvoerige studie reeds vastgesteld dat T.leucosticta veel meer een rivier-Tilapia is. Voor de verdere discussie en beschrijving van T.leucosticta verwijzen wij trouwens naar deze studie van LOWE (1957, 1958) en naar onze beschrijving (THYS, 1964) van de kongolese specimens.

De soort T.leucosticta werd door TREWAVAS (1933) beschouwd

als verwant met, en als de mogelijke stamvorn van T.esculenta en T.variabilis. Dit is door verdere onderzoekingen echter onjuist gebleken. LOWE (1957) vergelijkt T.leucosticta met deze twee soorten en met T.nilotica, doch stelt vooral een verwantschap vast met T.monodi (in feite T.aurea) uit de Niger-Senegal en suggereert zelfs specifieke identiteit.

Gelet op de algenene morfologische gegevens kunnen wij deze mening zeker bijtreden, maar beide vormen dienen stellig als goede afzonderlijke soorten beschouwd daar T.leucosticta veel langwerpiger is dan T.aurea, andere numerieke kenmerken heeft en een verschillende vorm van tandenvlak op het keelbeen vertoont.

De soort T.leucosticta komt natuurlijker wijze slechts voor in de meren Albert, Edward en George, en in hun bijrivieren. Door LOWE (1957) werd vastgesteld dat de Edward-George-specimens kortere rugdoornen bezitten dan de Albert-specimens, echter zonder een subspecifiek onderscheid noodzakelijk te maken. Dit konden wij nadien bevestigen. Specimens uit het Albert-meer werden uitgezet in visvijvers in Uganda, Kenya en bereikten zo het Victoria-meer, en ook in Tanzania (zie LOWE, 1957) en waarschijnlijk ook in Noord-Oost-Uele (zie THYS, 1964). Specimens uit het George-meer werden gebruikt in stuwmeren in Uganda. Deze soort is echter nergens tot een ekonomisch zeer belangrijke soort uitgegroeid.

Een blijkbaar geïsoleerde populatie uit een heet en alkalisch bron-meer te Mongello nabij Semliki (Uganda) werd door GEWALT (1966, 1967) beschreven als T.leucosticta, naar een determinatie door TEROFAL en bevestigd door GREENWOOD. Wij konden jammer genoeg deze specimens niet onderzoeken, zodat wij onze kommentaar dienen te steunen op de gegevens door GEWALT gepubliceerd. De foto door deze auteur gepubliceerd in 1966 (p 39) toont twee vissen met het typische langwerpige silhouet van T.leucosticta, doch zonder de typische vlekking van deze soort; de kleur wordt door GEWALT beschreven als geelachtig, daar waar T.leucosticta normaal groen tot groen-zwart is, en de Mongello-Tilapia worden volgens GEWALT slechts 13 cm lang daar waar T.leucosticta tot 30 cm lang wordt; een in foto in 1967 (p 496) gepubliceerd toont echter een (?) ander dier, iets hoger van vorm, doch eveneens zeer bleek en bijna

ongevlekt. De beschrijvingen van GEWALT geven echter geen verdere numerieke of morfologische gegevens. Ons steunende op de determinaties door TEROFAL en GREENWOOD zouden wij moeten aannemen dat deze kenmerken inderdaad binnen de spreiding van T.leucosticta vallen. De kleuren lijken ons echter wel van T.leucosticta te verschillen zodat wij hier misschien best van een lokale vorm of subspecies mogen spreken. Voorlopig werd deze vorm als de Mongello-Tilapia (code MON) in onze bibliografie aanreëuid.

De Mongello-Tilapia zou volgens GEWALT leven bij een temperatuur van $\pm 27^{\circ} \text{C}$ doch tijdelijk $40^{\circ} - 50^{\circ} \text{C}$ kunnen verdragen en zelfs water van 70° doorzwemmen, bij een pH waarde van 7,0 tot 9,5. Voor T.leucosticta zijn geen gelijkaardige gegevens bekend, doch uit een overzicht van de door ons (THYS, 1964, p 111-112) gepubliceerde stuklijsten blijkt deze soort ook voor te komen nabij May-ya-Moto, dus nabij de warmwaterbronnen van het Nationaal Albert-park, wat wel wijst op een hoge temperatuur-tolerantie bij deze soort. Dat de Mongello-Tilapia's een lokale geïsoleerde populatie van deze soort uitmaken lijkt ons dus best mogelijk.

Tilapia esculenta GRAHAM, 1928.

Fig. 47, kaart 8.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia esculenta GRAHAM, 1928, p 209.

Bespreking.

Deze soort, de economisch meest belangrijke soort uit het Victoria-meer, werd eerst verward met T. variabilis (bv. door BOULENGER, 1915), doch nadien door DOBBS (1928) en GRAHAM (1928) onderscheiden en door GRAHAM beschreven als T. esculenta, omwille van zijn smakelijk vlees en hoge economische waarde. GRAHAM (1928 en 1929) geeft naast een uitvoerige beschrijving met de typische kenmerken en de typische verschillen met T. variabilis, ook een hele reeks biologische gegevens en visserijstatistieken over deze soort. Het grote economische belang van T. esculenta deed nadien een overvloed aan gepubliceerde gegevens ontstaan, zodat wij voor verdere discussie over deze soort (kleur, morfologie, biologie, visserij) verwijzen naar de vele publikaties, vooral deze van LOWE, GREENWOOD en GARROD, zoals in onze geannoteerde bibliografie is aangegeven.

T. esculenta blijkt in het Victoria-meer een meer opcnwater-soort te zijn als T. variabilis, en beide soorten blijven er dezelfde ekologische verhoudingen op na te houden als respectievelijk T. nilotica eduardiana en T. leucosticta in het Edward-meer. T. esculenta behoort echter qua numerieke en morfologische kenmerken tot de groep van T. nilotica en T. leucosticta en lijkt ons het meest met deze laatste soort verwant te zijn, daar de rugvinwimpels soms ook oranje gekleurd zijn (zie LOWE, 1955) en bij T. nilotica altijd zwart. T. esculenta is endemisch voor de meren Victoria, Kyoga en Nabugabo, doch werd in verscheidene kleinere meren van Uganda en Kenya uitgezet, en overeens in visvijvers gekweekt in Uganda, Kenya en Tanzania (zie LOWE, 1955).

Tilapia nilotica HASSELUIST, 1757.

Figs 45 en 46, kaart 7.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

(subspecies-synoniemen inbegrepen)

Chromis niloticus HASSELUIST, 1757, p 346

Chromis niloticus HASSELUIST in LINNAEUS, 1758, p 477

Labrus melanogaster BLOCH, 1785, pl 296

? Chromis g  ntheri STEINDACHNER, 1864, p 228

Tilapia eduardiana BOULENGER, 1912, p 138

Tilapia cancellata NICHOLS, 1923, p 2

Tilapia calciata GIANNERRARI, 1924, p 242

Tilapia regani POLL, 1932, p 32

Tilapia vulcani TREWAVAS, 1933, p 315

Tilapia inducta TREWAVAS, 1933, p 317

Tilapia crassispinna ARAMBURG, 1948, p 316

Bespreking.

Deze soort werd voor het eerst beschreven door HASSELUIST (1757) en deze beschrijving werd overgenomen (en dus gevalideerd) door LINNAEUS (1758) in zijn "Systema Naturae". Als auteur werd daarom meestal LINNAEUS aangegeven, maar aangezien LINNAEUS zelf naar HASSELUIST verwijst verkiezen wij deze laatste als auteur van deze soort te beschouwen. De type-lokaliteit is de Beneden-Nijl ("Habitat in Nilo").

De soort T. nilotica is gemakkelijk te herkennen aan het kleurpatroon met de zeer typische vertikaal zwart-wit gestreepte staartvin en met de bovenrand van de rugvin steeds zwart, aan de numerieke kenmerken (vinformules, schubben aantallen) en aan de vorm van het keelbeen (driehoekig doch met lange midden-lamella; tandenzone driehoekig, meestal met puntige zijhoeken; achterste keeltanden duidelijk tweepuntig).

De soort T. nilotica kent echter een tamelijk groot geografisch verspreidingsgebied, en kan lokaal wel enige vormverschillen vertonen. Uitvoerige discussies hierover werden reeds gegeven door LOVE (1958) en door ons (THYS, 1964), zodat wij hierop niet hoeven terug te komen. Sinds onze laatste publikatie echter heeft TREWAVAS eerst de soort T. aurea gerehabiliteerd en duidelijk onderscheiden van T. nilotica (zie TREWAVAS, 1965), en nadien ook het onderscheid tussen T. nilotica en T. nigra duidelijk uitgewerkt

(zie TREWAVAS, 1966). Bovendien werd vastgesteld dat het abnormale specimen, door ons vermeld (zie DEYS, 1964, p. 27; RG BRAC 103542) als behorende tot een soort verwant met T. nilotica, door TREWAVAS (in litteris) beschouwd wordt als een T. nilotica upembae. De controle kunnen wij ons daarmee akkoord verklaren, doch daarbij dient de vorm "upembae" tot soort verheven (zie hierover verder onder T. upembae).

Dit alles brengt mee dat de soort T. nilotica een kleiner verspreidingsgebied heeft dan eerder vermoed werd, en slechts voorkomt in de Nijl, Tchead, Benue-Niger, Volta en Senegal-rivieren, in het Albert meer, het Edward-George, het Kivu en het Tanganyika-meer, in het Rodolf-meer en in de meeste meren van Midden-Ethiopië, en ook in het bekken van de Hawash-rivier, alhoewel wij de populaties uit deze laatste rivier als licht afwijkend beschouwen. De soort T. nilotica komt niet voor in het Jordaan-bekken (waar vroeger verward met T. aurea; zie TREWAVAS, 1965), ^{niet} in het Webi-Shebeli-bekken (waar voorheen verward met T. nigra maar als T. nossambica of T. nyirica; zie TREWAVAS, 1937 en 1966) noch elders in Oost-Afrika, niet in de Malagarazi en de Luslaba (waar voorheen verward met T. upembae; zie SAERDIA, 1952 en LOWE, 1959, en niet in Katanga of het Moero-meer (waar voorheen verward met T. macrochir; zie DEYS, 1963 en 1964).

Enige nominale synoniemen van T. nilotica vragen verder een kleine bespreking ter verduidelijking.

Onder de naam Lebrus melanosaster beschreef eerst BLOCH (1785) en nadien BLOCH & SCHNEIDER (1801) een specimen zgg afkomstig uit Suriname. GUNTHER (1862) herkende hierin reeds een T. nilotica, en sindsdien werd deze soortnaam dan ook nog slechts in de synonymie van T. nilotica geciteerd. Wij hadden de gelegenheid in het Berlijn-museum het type van L. melanosaster te onderzoeken en kunnen slechts de opinie van GUNTHER bevestigen.

Het binomen Chromis güntheri werd door STEINDACHNER (1864) beschreven voor één specimen uit "West-Afrika" waarmee waarschijnlijk de Senegal-wonding werd bedoeld (zie ook onder T. aurea). Reeds in 1870 stelde STEINDACHNER dit binomen in de synonymie van Chromis niloticus, waarbij hij deze soortnaam echter meer als superspecies voor de Sarotherodon-groep gebruikte. Alle volgende Tilapia-specialisten hebben C. güntheri nadien nog slechts als synoniem van T. nilotica vermeld (zie BELLEGRIN, 1904;

BOULENGER, 1899, 1907 en 1915). De numerieke beschrijving door STEINDACHNER (1864) gegeven doet ons echter vermoeden dat het hier waarschijnlijk eerder om een synoniem van T. galilaea of T. aurea gaat. Voor verdere discussie verwijzen wij daarom naar het hoofdstuk over T. aurea.

In 1912 beschreef BOULENGER een zevental specimens afkomstig van de Zuid-Oost flanken van de Ruwenzori als T. eduardiana. Deze specimens hadden een eerder effen staartvin, en verschilden verder van T. nilotica (fide BOULENGER) door een langere staartsteel, de rechte achterrand van de staartvin, en de langere anaaldoornen. In 1915 beschouwde BOULENGER deze soort nog steeds als afzonderlijke soort, doch vermeldde hierbij ook enkele specimens uit het Gangu-meer (Uganda) waar ook T. variabilis zou voorkomen. Nadien werd deze vorm nooit meer gemeld of beschreven, doch POLL (1932) verwees er later bij de beschrijving van T. regani uit het Kivu-meer, en ook TREWAVAS (1933) bij de beschrijving van T. vulcani.

De type-specimens van T. eduardiana komen waarschijnlijk uit een kleine poel, of uit een tijdelijk afgesloten rivierarm nabij het George-meer, zoals uit de lokaliteitsgegevens kon worden afgeleid. Uit de aangegeven hoogte, (nl 3200 voet) blijkt dat geen noemenswaardig ekologisch verschil met het George-Edward meer gelegen op 913 m (+ 3000 voet) kan aanwezig zijn zodat de abnormaal grote kop en het dunne hoekige lichaam meer dan waarschijnlijk aan honger-verschijnselen zijn te wijten, zoals door LOWE (zie THYS, 1964) werd verondersteld en door ons bevestigd. Een nieuw onderzoek van de types heeft echter aangetoond dat juist deze abnormale honger-verhoudingen, geen noemenswaardig verschil bestaat met de T. nilotica-vorm uit het Edward- en George-meer. Zelfs de lengte van de laatste rugdoorn, aangegeven door BOULENGER als 40 % tot bijna 50 % van de koplengte, komt overeen met deze gegevens voor de Edward-vorm van T. nilotica, niettegenstaande de verlenging van de doornen soms als typisch hongerverschijnsel optreedt. Wij dienen de types van T. eduardiana, alhoewel dus enigermate afwijkend blijkbaar door uithongering, als goede vertegenwoordigers van de T. nilotica-vorm uit het Edward-George-meer te beschouwen. De specimens door BOULENGER (1915) vermeld uit het Gangu-meer behoren niet tot deze vorm, maar wel tot één van beide soorten uit het Victoria-meer.

De soortnaam T.regani werd door POLL voorgesteld voor de T.nilotica-vorm uit het Kivumeer, en welke zou gekenmerkt zijn door een bredere kop.

In onze studie van de kongolese Tilapia (zie THYS, 1964) hadden wij er reeds op gewezen dat de vormen uit het Edward-Kivu- en Tanganika-meer best tot één subspecies werden verenigd onder de naam T.nilotica regani, alhoewel enkele kleine populatieverschillen te noteren vielen, evenwel te klein om enig verder taxonomisch onderscheid mogelijk te maken. Verder onderzoek heeft trouwens bevestigd dat deze kleine verschillen veeleer door ekologische invloeden tot stand komen, en dus eerder fenotypisch zijn. Zo is de iets meer langgerekte vorm en de donkere rugvin van de Kivu-specimens t.o.v. de Edward-specimens waarschijnlijk door de hoogte of temperatuur bepaald, want specimens uit het Edward-George-meer, eerst in het Bunyoni-meer ingevoerd, en vandaar afkomstig ook in de hoge meren van Rwanda uitgezet, vormden in deze laatste meren zeer donkere en meer langwerpige populaties die niet meer van deze van het Kivu-meer zijn te onderscheiden.

Uit dit alles blijkt nu echter dat de naam eduardiana BOULENGER, 1912 voorrang dient te krijgen op de naam regani POT 1932 en dit voor de vorm van T.nilotica uit de meren Edward, George, Kivu en Tanganika, een subspecies zoals reeds eerder door ons (THYS, 1964) gedefinieerd.

De naam T.cancellata werd door NICHOLS (1923) beschreven voor een specimen uit de Abano-rivier, een bijrivier van het Hawash-bekken in Ethiopië. Dit kleine type-specimen heeft een langgerekt lichaam (hoogte 37 % St.l.), relatief korte rugdoornen (langste doorn: 40 % koplengte) en een kleine interorbitaal breedte (33,3 % koplengte). De rugvinformule werd als XIII-12 aangegeven, doch de tekening geeft duidelijk XVII-12 aan. Door al deze kenmerken komt T.cancellata overeen met de T.nilotica-vorm uit het Hawash-bekken, een vorm die wij na onderzoek van enkele lokale populaties als afzonderlijke subspecies van T.nilotica wensen te beschouwen.

Bij de beschrijving van de soortnaam T.calciata door GIANFERRARI (1924) voor enkele specimens uit Seti (Atbara-rivier, stroongebied van de Blauwe Nijl in Ethiopië) daarentegen wordt geen noemenswaardig verschil aangeduid met de T.nilotica uit de Nijl. Alhoewel wij de types van T.calciata niet persoonlijk

konden onderzoeken, beschouwen wij deze soortnaam, op basis van de oorspronkelijke beschrijving als synoniem van T.nilotic
nilotica.

De naam T.vulcani werd door TREWAVAS, 1932 beschreven voor zeven grote en acht kleine vissen afkomstig uit een klein geïsoleerd en zeer alkalisch kratermeer middenin het Rodolf-meer. Daar waar de T.nilotica uit het Rodolf-meer zelfs als typische T.nilotica werden beschouwd, werd de populatie uit het kratermeer A als afzonderlijke soort beschreven op basis van een langer lichaam, een langere staartsteel, een grotere kop en langere rugdoornen (in feite slechts schijnbaar langer daar max. 50 % koplengte), van een groter aantal rijen binnentanden, en van de aanwezigheid midden de normale tweepuntige van sommige driepuntige buitentanden. De eerste vier kenmerken hiervan zijn waarschijnlijk te wijten aan de oligotrofe condities in kratermeer A, terwijl de speciale tandkenmerken, vooral de aanwezigheid van sommige driepuntige buitentanden, ons eerder veroorzaakt lijkt door de hoge alkaliniteit van het milieu. Dit verschijnsel treedt inderdaad soms ook op bij T.alcalica, en werd ook vastgesteld in sterkere mate bij T.franchettii, twee vormen duidelijk verschillend van T.nilotica.

ARAMBOURG (1948) beschreef echter uit de Beneden-Vallei van de Omo in de omgeving van het Rodolf-meer een fossiele soort T.crassispinna welke slechts van T.nilotica verschilt door de aanwezigheid van enkele driepuntige buitentanden naast de normale tweepuntige, en door een langer lichaam. ARAMBOURG vermeldt ook langere vandoornen, doch de maten door deze auteur gepubliceerd geven slechts $\pm 45\%$ van de koplengte voor de rugdoornen, wat voor een typische T.nilotica zelfs aan de lage kant is, doch het moeilijke opmeten van fossielen is hier waarschijnlijk verantwoordelijk voor deze lichte afwijking. De sedimenten waarin deze T.crassispinna werd gevonden zijn steeds volgens ARAMBOURG gevormd in "une dépression lacustre peu profonde et sujette à des variations de niveau importantes". Daar deze sedimenten in de nabijheid van het Rodolf-meer gevonden worden mogen wij veronderstellen dat het hier gaat om een vijver eerst ontstaan door het uitdrogen van het Rodolf-meer, en een aantal jaren nadien zelf uitgedroogd. Het is echter meer dan eigenaardig te moeten vaststellen dat onder dergelijke omstandigheden, nl. klein

volume en in staat van uitdroging, en dus waarschijnlijk met een iets verhoogd zoutgehalte, dezelfde morfologische afwijkingen optreden als in het kratermeer A dat ook slechts recent misschien 100 jaar, max. 200 jaar geleden door het uitdrogen van het Rodolf-meer ontstaan is.

Al deze feiten wijzen er duidelijk op dat het hier om fenotypische veranderingen van T.nilotica uit het Rodolf-meer gaat, en beide vormen, T.vulcani en T.crassispinna, worden door ons daarom als synoniemen van T.nilotica beschouwd. Door TREWAVAS (1932) werd ook de mogelijkheid geuit dat T.vulcani een subspecies van T.nilotica zou zijn. Daar het hier echter duidelijk gaat om een slechts sinds zeer korte tijd geïsoleerde populatie, en de genoteerde verschillen veeleer fenotypisch dan genotypisch zijn, kunnen wij deze stelling niet aanvaarden.

Onder de naam T.inducta beschreef TREWAVAS (1932) ook één volwassen specimen uit het Bunyoni-meer. Dit meer bevatte oorspronkelijk geen Cichlidae. Na 1920 werden eerst enkele T.nigra uitgezet, blijkbaar zonder veel succes, doch na 1924 werden ook verscheidene malen jonge Tilapia-specimens uit de bijrivieren van het Edward-meer overgebracht. Na een eerder traag begin (zie TREWAVAS, 1932; PITMAN, 1936) bleek dit meer succes te kennen. Na 1934 werden ook specimens uit het Bunyoni-meer in de rwandese meren uitgezet, en deze werden eerst (zie DAMAS, 1954) als T.nilotica gedetermineerd. Wij hebben er reeds eerder op gewezen dat deze rwandese Tilapia morfologisch duidelijk tot de T.nilotica-vorm uit het Edward-meer behoren (zie THYS, 1964), en fenotypisch op deze van het Kivu-meer gelijken. De beschrijving van T.inducta door TREWAVAS geeft ook geen enkel verschil aan met de T.nilotica uit het Edward-meer, toen evenwel nog niet duidelijk onderscheiden van de Albert-vorm, zodat wij T.inducta hier als synoniem van T.nilotica eduardiana beschouwen. Te noteren valt trouwens dat de naam T.inducta sinds de oorspronkelijke beschrijving nooit meer werd signaleerd.

De soort T.nilotica komt dus slechts voor in de grote stromen van het sahel-gebied (Senegal, Niger, Benue, Tchaad en Nijl) in het Volta-bekken, in de meren Rodolf, Albert, Edward en Kivu, in de kustzone van het Tanganika-meer, in sommige ethiopische meren, en in het Hawash-bekken. Alhoewel relatief stabiel wat betreft de reeds eerder in dit hoofdstuk opgesomde

morfologische kenmerken, kunnen we toch enkele algemene tendensen vaststellen bij ekologische fenotypische merkbare invloeden. Zo stelde TREWAVAS (1965) vast dat in de Hawash-rivier een hogere temperatuur lagere meristische kenmerken (aantal vinstralen, schubben) veroorzaakt en omgekeerd, een feit ook vastgesteld bij T.nigra (zie TREWAVAS, 1966), en door ons ook waargenomen voor de Hawash-rivier-populatie. Er werd ook reeds gewezen op het merkwaardig effect van sterk alkalisch water, waardoor het ontstaan van driepuntige buitentanden schijnt bevorderd, tenminste bij de Rodolf-meer-vorm. Oligotrofe omstandigheden tenslotte verwekken meestal visen met schijnbaar hyperontwikkelde skeletdelen, doch deze schijnbaar grotere koppen of langere doornen, zijn alleen een relatieve indruk verkregen door een kleiner, nagerder en meer verschrompeld lichaam.

Sommige morfologische verschillen welke over grote gebieden vastgesteld worden, kunnen volgens onze huidige mening echter moeilijker als fenotypische kenmerken beschouwd worden, en aldus zien wij ons verplicht binnen de soort T.nilotica minstens drie subspecies te onderscheiden, nl.: (zie ook kaart 7)

- T.nil.nilotica: Senegal, Niger, Benue, Tchaad, Albert-meer, Rodolf-meer en Nijlbekken.
- T.nil.eduardiana: Meren Edward, George, Kivu en Tanganika
- T.nil.cancellata: Hawash-bekken.

De voornaamste morfologische en numerieke kenmerken van deze subspecies werden aangegeven in tabel NIL-I. Een korte bespreking van deze drie vormen volgt hierna.

- Tilapia nilotica nilotica HASSELQUIST, 1957. ^{Fig. 45.}

(Syn.: melanogaster, ? guntheri, calciata, vulcani, crassispinna)

Deze topotypische vorm met de typische vertikaal zwart-wit gestreepte staartvin, werd door ons levend geobserveerd in de Senegal-delta, in het Volta-bekken en in het Albert-meer. Jammer genoeg konden wij geen levende specimens observeren uit de Nijl; en het ontbrak ons ook aan tijd om een morfologisch onderzoek te ondernemen van de specimens uit het Rodolf-meer en de ethiopische meren. De identiteit van de populatie uit het Albert-meer met deze uit de Nijl-delta, is gesteund op de bibliografische gegevens van BOULENGER (1907) voor de Beneden-Nijl. De populatie uit de Nijl en de ethiopische meren worden thans verder onderzocht door TREWAVAS, zodat een verdere splitsing niet uitgesloten lijkt. De

lange doornen, door LOWE (1958) als typisch voor het Albert-meer beschouwd, worden ook elders terug gevonden, zelfs maximaal in de Senegal-delta. Deze vorm werd waarschijnlijk uit het Albert-meer ingevoerd in de visteelt-centra te Nioka en Bambesa. De T.nilotica gebruikt voor de visteelt in Oost-Afrika, Mauritius en Madagascar stammen waarschijnlijk ook af uit het Albert-meer. In N.Ghana, in Opper-Volta en in N.Nigeria werden lokale populaties gekweekt. In Bouaké (Ivorkust) werd een stam uit Opper-Volta ingevoerd, en dezelfde stam werd in het Bia-stuwmeer ingevoerd. Het voorkomen van deze vorm in de Yarkon-rivier nabij Tel Aviv (zie TREWAVAS, 1965) kan ook aan een vroeger import te wijten zijn (PAPERNA in verbis).

- Tilapia nilotica eduardiana BOULENGER, 1915.
(syn.: regani en inducta)

Dit is de vorm uit het Graben-meer van Oost-Kongo, en vooral gekenmerkt door de zeer donkere vertikale vinnen, en door het verlies van de vertikale strepen op de staartvin. Ekologische invloeden en fenotypische variaties werden reeds eerder besproken. Het onderscheid van deze subspecies met de topotypische vorm werd reeds eerder door ons (THYS, 1964) uitvoerig gepubliceerd.

Deze vorm uit het Edward-George-meer ingevoerd in het Bunyoni-meer, en vandaar in andere kleine meren uit Uganda, en ook in de meeste rwandese meren. Specimens uit het Edward-meer werden ook uitgezet in enkele meren rondom Rutshuru. De oorsprong van de T.nilotica in 1958 ingevoerd in Kipopo, (Katanga) is ons onbekend, doch deze zijn waarschijnlijk uit de Ruzizi-vlakte afkomstig.

- Tilapia nilotica cancellata NICHOLS, 1923. Fig. 46.

Alhoewel wij slechts twee populaties uit het Metahara-meer (Hawash-bekken) voor deze subspecies konden onderzoeken, en verder slechts over de beschrijving van het type en over enkele sporadische bibliografische gegevens beschikken, zijn wij toch van mening dat hier een afzonderlijke subspecies dient herkend te worden. Het langgerekte lichaam, de zeer donkere algemene kleur, de donkere staartvin (slechts zelden vertikaal gestreept), de korte rugdoornen, de kleine interorbitaalbreedte, en het relatief lage aantal kieuwdoornen zijn inderdaad te grote verschillen om zonder onderscheid met de topotypische vorm te worden

sanengebracht. Deze kenmerken blijven tamelijk konstant binnen de populatie, en er is geen noemenswaardig verschil tussen onze populaties uit het warme Metahara-meer en het type uit de Abono-rivier, meer dan 200 km ver verwijderd. Verder zijn de laterale hoeken van het keelbeen-tandvlak afgerond bij T.n.cancellata tegen eerder puntig bij T.nil.nilotica. Onze specimens uit Metahara hebben echter een kleiner aantal rugdoornen (XV-XVI) dan het type (XVII), doch dit verschil is waarschijnlijk te wijten aan het effect van de temperatuur zoals ook door TREWAVAS (1965) werd vastgesteld. Er valt tevens aan te stippen dat geen driepuntige tanden werden opgemerkt bij deze warme-meren-populaties. Alles samen lijken ons voldoende gegevens voorhanden om een duidelijk subspecifiek onderscheid toe te laten.

De mogelijkheid dat T.cancellata een volwaardige soort zou zijn, verwant met doch verschillend van T.nilotica werd eveneens overwogen. Doch daar TREWAVAS (1965) enkele specimens uit de Hawash-rivier vermeldt met een duidelijk vertikaal gestreepte staartvin, werd besloten deze vorm voorlopig als subspecies te behouden.

Tabel NIL-1 - Vergelijking van de voornaamste morfologische kenmerken en verschillen voor drie subspecies van Tilapia nilotica.

	<u>T. nilotica</u> <u>nilotica</u>	<u>T. nilotica</u> <u>eduardiana</u>	<u>T. nilotica</u> <u>cancellata</u>
Lichaamshoogte in % St.l.	40 - 60	37 - 45	33 - 38
Rugvin			
- formule	(XV)XVI-XVII, (11)12-13	XV-XVII, 11-13	XV-XVII, 11-12
- totaal aantal stralen	27 - 30 (modus: 29-30)	27 - 29 (modus 28)	27 - 29 (modus 27-28)
- lengte laatste rugdoorn in % Koplengte	(46)50-63 %	33 - 50 %	30 - 45 %
Anaalvin			
- formule	III, 9-10	III, 8-10	III, 8-9(10)
Schubben in l.l.	31 - 34	29 - 33	29 - 34
Kieuwdoornen	20 - 25	21 - 26	18 - 22
Koplengte in % St. l.	31 - 41	31 - 38	34 - 38,5
Interorbit. breedte in % Koplengte	32 - 42 meestal > 35%	33,5 - 46 meestal > 35%	27,9 - 35
Staartvin (kleurpatroon)	vertikaal zwart- wit gestreept	vertikaal zwart-wit gestreept ofwel geklekt of soms effen donker.	van zwart-wit gestreept tot effen donker.

Subgenus Sarotherodon RUPPELL, 1852 (sensu restricto).

Onder dit subgenus in zijn eerder enge betekenis worden nog twee verschillende groepen samen gebracht, namelijk de groepen III-I en III-J uit ons determinatieschema. Bij deze beide groepen heeft het onderste keelbeen steeds een tamelijk lange voorlamella, en het keeltandenvlak vertoont afgeronde zijlobben. De keeltanden staan matig tot uiterst dicht naast elkaar ingeplant. Het voedingsregime varieert van medium tot extreem mikrofaag, zoals uit de dichtheid van keeltanden kan worden afgeleid. Als voornaamste kenmerken voor beide groepen kunnen we vermelden:

	III-I	III-J
kieuwdoornen	12-20	18-28
keeltanden	matig fijn tweepuntig	matig tot zeer fijn tweepuntig tot draad- vormig
laterale apophysen keelbeen	goed ontwikkeld, nog duidelijk geschei- den van keelbeen	kort tot zeer kort meestal aanliggend tegen keelbeen
broedbiologie	eitjes tamelijk groot (2x3 mm of groter) en niet uiterst talrijk; muilbroeden door mannetjes	muilbroeden door mannetjes en soms ook door wijfjes
verspreiding	W-afrikaanse kustwate- ren, brakwater	W- en N-afrikaanse savannen en aanlig- gende woudgebieden.

Dit overzicht schijnt er op te wijzen dat het hier duidelijk om twee biologisch sterk verschillende groepen gaat. Hierbij schijnt groep I, waartoe de type-soort van Sarotherodon behoort, morfologisch minder gespecialiseerd te zijn dan groep J. Inzake broedbiologie is het echter omgekeerd en is het groep I die, met uitsluitend de mannetjes als muilbroeders, het verst afwijkt van wat bij andere mikrofage Tilapia (= Sarotherodon sensu lato) wordt vastgesteld. Tenslotte dient ook aangestipt dat de soorten T.caudomarginata en T.tournieri zoögeografisch en morfologisch eerder intermediaire vormen lijken tussen deze

twee groepen, en dat voor deze twee soorten de broedbiologie nog ongekend is. Wij verkiezen daarom beide groepen eerder als verschillende lijnen of strekkingen van éénzelfde subgenus te beschouwen.

Het Tilapia melanotheron-complex.

Onder deze titel worden drie allopatrische soorten besproken welke nauw met elkaar verwant zijn, doch reeds door hun kleurpatroon zeer sterk van elkaar afwijken. Deze drie soorten komen voor langsheen de kust van West-Afrika en bij al deze drie soorten werd vastgesteld dat het mannetje aan muilbroeden doet of kan doen. Omwille van hun sterke geografische, ekologische en ethologische verwantschap worden deze soorten dan ook samen besproken. Deze soorten zijn, in geografische volgorde:

1) Tilapia heudelotii DUMERIL, 1859. *Fig. 48, kaart 14.*

a) Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia heudelotii DUMERIL, 1859, p 254

Tilapia rangii DUMERIL, 1859, p 255

Tilapia multifasciata var. macrostoma PELLEGRIN, 1941, p 189

b) Kenmerken.

- lichaam normaliter tamelijk hoog (hoogte 45-50 % St.1.) doch meer langgerekt (38-44,5 %) bij minder gunstige levensvoorwaarden
- kin en vooral preorbitaal been groot bij volwassen specimens
- buitentanden met fijne stelen, asymmetrisch spatelvormig, met schuine snijrand
- kieuwdoornen: 14-20 (modus 16-18)
- keelbeen met zeer lange voorlamella en met tanden-zone hartvormig, dwz. met duidelijke en fijne voorpunt en zijlobben afgerond
- achterste keeltanden tweepuntig doch nevenpunt heel klein, en soms slechts een klein bultje
- kleurpatroon: jonge vissen effen grijszilverig met bovenrand rugvin zwart aangelopen, en enkele (2-3) onduidelijke zwarte vlekken aan de basis van het zachte rugvin gedeelte, soms enkele onduidelijke smalle donkere verticale dwarsbanden op de flanken; volwassen specimens effen donkergrijs op bovenkant van kop en rug, witgrijs op buik, onderlip helder wit; kin en onderkant wang donkergrijs of zwart (het witlippatroon is zeer typisch),

vinnen effen zacht grijs doorzichtig, doch met nog enkele zeer bleke vlekken aan de basis van de zachte rugvin; in minder gunstige levensvoorwaarden is het kleurpatroon eerder afwijkend, de blauw-zwarte en zwarte kleuren zijn afwezig of minder ontwikkeld, het lichaam is meer geel-grijs; de witte onderlip is minder sterk kontrasterend, de verticale strepen op flanken komen duidelijker tot uiting evenals de onregelmatige vlekken aan de basis van het zachte rugvindeelt, zodat 1-3 donkere Tilapia-vlekken kunnen ontstaan.

c) Verspreiding.

Brakwatergebied vanaf Senegal-monding tot Guinea, en waarschijnlijk tot Midden-Liberia; soms geïsoleerd in kleine meren of zeearmen met sterk afwijkende ekologische condities zoals "zeer warm", "zeer koud" of soms "zoetwater".

2) Tilapia melanotheron (RUPPELL, 1852) *Fig. 49, kaart 14.*

a) Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Sarotherodon melanotheron RUPPELL, 1852, p 21

Chromis microcephalus BLEEKER in GUNTHER, 1862, p 272

Chromis macrocephalus BLEEKER in GUNTHER, 1862, p 273

Melanogenes macrocephalus BLEEKER, 1863, p 36

Melanogenes microcephalus BLEEKER, 1863, p 37.

b) Kenmerken.

- lichaam iets meer langgerekt dan bij T.heudelotii (Hoogte 35-37 % St.l.), en kop proportioneel iets groter
- preorbitaal-been tamelijk groot bij volwassen specimens zodat snuit zeer bol staat en mond diep horizontaal ligt
- buitentanden van dezelfde vorm als bij T.heudelotii
- kieuwdoornen: (14)15-18(19)
- keelbeen en keeltanden als bij T.heudelotii
- kleurpatroon: lichaam bij jongen geel-grijs, tot hemelsblauw of helder blauw-grijs en bij volwassen specimens, witachtig op de buik; wangen en operculum geel-koperkleurig vooral bij mannetjes, onderlip en kin wit doch

met onregelmatige zwarte vlekken op kin en onderkant wang; bovenrand rugvin en onder- en bovenrand van staartvin rood aangelopen (de rode kleur wordt zwart in alcohol of formol).

c) Verspreiding.

Brakwater-lagunen vanaf Midden-Ivoorkust (Sassandra-monding) tot Kameroen.

3) Tilapia nigripinnis GUICHENOT, 1859.

Fig. 50, kaart 14.

a) Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia nigripinnis GUICHENOT in DUMERIL, 1859, p 254
Tilapia dolloi BOULENGER, 1899, p 123.

b) Kenmerken.

- lichaam matig langwerpig, niet hoog (H.: 43-46 % St.l.)
- kopprofiel tamelijk recht, snuit tamelijk puntig, en mond minder onderaan of horizontaal dan bij T.heudelotii en T.melanotheron
- kieuwdoornen: 12-17 (modus 15)
- buitentanden, keelbeen en keeltanden als bij T.heudelotii en T.melanotheron
- kleurpatroon: lichaam geel-grijs, met op de flanken boven de borstvin en vóór de anuslijn een reeks zwarte vlekken aan de basis van de schubben, meestal onregelmatig verspreid doch soms ongeveer op verticale lijnen; buik bleker; onderzijde kop bleker tot witachtig met een reeks onregelmatige zwarte vlekken tot soms helemaal zwart; bovenrand rugvin zwart (of zwart-bruin) aangelopen bij jongen, en dit komt soms ook voor aan de onderkant van de anaalvin, bij volwassen (of geslachtsrijpe) specimens wordt de ganse rugvin helemaal zwart, en deze zwart-bruine kleur kan soms het ganse lichaam overdekken.

c) Verspreiding.

Brakwatergebied vanaf Rio Muni (Eata) tot de Kongo-monding.

Deze drie soorten zijn gedurende lange tijd met elkaar verward in de wetenschappelijke literatuur zodat een afzonderlijke bespreking van iedere soort eerder moeilijk wordt, en zeer veel verwijzingen naar de andere soorten zou omvatten. In deze gezamenlijke bespreking wordt echter telkens aangegeven met HEU, NPI of MLT welke soort volgens het hiervoor uiteengezet schema eigenlijk werd bedoeld, dit om de bespreking gemakkelijker en meer verstaanbaar te maken.

Bij de oorspronkelijke beschrijving van het genus en de soort Sarotherodon melanotheron (= MLT) werd door RUPPELL (1852) slechts in voetnota een genus-diagnose gegeven, wat echter voldoende is om beide te valideren (zie BOESEMAN, 1963 en TREWAVAS & THYS, 1969). Bovendien blijkt uit deze beschrijving duidelijk dat RUPPELL destijds verscheidene specimens voor zich had. GUNTHER (1862) geeft trouwens verdere details, o.a. "lower jaw is black", hem door Dr. WEINLAND van het Frankfurt-Museum medegedeeld. Dit alles maakt de latere opinie van BOULLANGER (1899) dat het hier om een "nomen nudum" ging slechts meer eigenaardig.

In 1859 beschreef DUMERIL meerdere Tilapia-soorten waaronder T. heudelotii (= HEU) uit Senegal, T. nigripinnis GUICHENOT (= NPI) uit Gabon en T. rangii (= HEU) uit Gorée. Het statuut van de soorten T. heudelotii en T. rangii werd door ons (THYS, 1968) in een ander artikel uitvoeriger behandeld, waarnaar wordt verwezen.

Enkele jaren later beschreef BLEEKER (1863) twee namen Melanogenes macrocephalus (= MLT) en M. microcephalus (= MLT) voor enkele specimens van de Ashanti-kust. BLEEKER had echter zijn manuscript reeds eerder aan GUNTHER getoond en zo komt het dat GUNTHER (1862) reeds één jaar eerder beide soortnamen had beschreven, evenwel in omgekeerde volgorde in het genus Cromis. Over het auteurschap van BLEEKER lijkt ons echter geen twijfel te bestaan, daar ook GUNTHER naar BLEEKER verwijst (zie BOESEMAN, 1963). In BLEEKER's beschrijving is de zwarte kin bij macrocephalus wel vermeld en bij microcephalus niet, alhoewel alle type-specimens dit kenmerk vertonen (zie BOESEMAN, 1963). Dit verschil heeft later echter aanleiding gegeven tot het gebruik van de naam T. macrocephala voor de lagunen-vorm uit Ghana-Nigeria. BLEEKER's beide soortnamen zijn echter duidelijk junior-synoniemen voor RUPPELL's melanotheron. De "Cata-

logue" van GUNTHER (1862) vermeldt naast beide soorten van BLEEKER eveneens in voetnoot de drie soortnamen voordien door DUMERIL (1859) gepubliceerd, wat dus doet veronderstellen dat GUNTHER deze alle als geldige soorten beschouwde.

Alle voor 1870 reeds beschreven soorten van deze groep werden door STEINDACHNER (1870) dan in de synonymie gesteld van Chromis niloticus, met uitzondering echter van T. nigripinnis die op grond van de tegenstrijdigheid tussen tekening en beschrijving met een vraagteken erbij in de synonymie van Chromis mossambicus werd gezet. STEINDACHNER beschouwde hierbij tevens microcephalus en macrocephalus BLEEKER als respectievelijk ♀ en ♂ van dezelfde vorm, wat waarschijnlijk juist is (zie ook BOESENMAN, 1963). In 1894 bevestigde STEINDACHNER nogmaals de door hem eerder voorgestelde synonymie.

In 1899 vermeldde BOULENGER alle hier reeds vermelde namen opnieuw als afzonderlijke soorten, en ditmaal in het genus Tilapia, doch citeerde S. melanotheron als "nomen nudum" vooraan in de synonymie van T. macrocephala (= MLT). Elders tijdens hetzelfde jaar zou BOULENGER (1899) de beschrijving publiceren van T. dolloi, zgz. afkomstig uit Centraal Kongo, wat echter een vergissing zou blijken te zijn (zie THYS, 1964). PEILEGRIN (1904) zou slechts het schema van BOULENGER (1899) overnemen, zonder nieuwe gegevens. Doch in 1912 vermeldde BOULENGER reeds specimens van T. dolloi uit het kongolese kustgebied.

In zijn bekende "Catalogue" geeft BOULENGER (1915) nadien dan volgend overzicht:

- T. heudelotii: van Senegal tot Kongo, ook in zoetwater. Synoniemen zijn rangii, nigripinnis, microcephalus. De stuklijst omvat echter specimens van T. heudelotii, T. gal. multifasciata, T. melanotheron, T. mariae, T. mvogoi en T. nigripinnis, doch de tekening stelt een goede en typische T. heudelotii voor; een zeer heterogeen materiaal dus en bijgevolg een slechte basis voor verdere discussie of determinatie.
- T. macrocephala (= MLT): van Goudkust tot Lagos; synoniem is "melanotheron" (de beschrijving lijkt goed op T. melanotheron toepasselijk, de stuklijst en de tekening eveneens); T. heudelotii en T. macrocephala worden als nauw verwant met elkaar en ook met T. gal. multifasciata beschouwd.

- T.dolloi (= MPI): van Spaans Guinea tot Kongo.

(de beschrijving, stuklijsten, tekening en geografische verspreiding komen zeer goed met T.nigripinnis overeen).

Na deze "Catalogue" zouden vele jaren geen nieuwe gegevens bekend worden. FOWLER (1919) vermeldt wel T.heudelotii van de Beneden-Cuanza doch dit blijkt op een verkeerde determinatie gesteund. (TREWAVAS in litteris). PELLEGRIN (1928) determineerde een reeks T.nigripinnis uit de Kongo-monding alle als T.heudelotii sensu BOULENGER, 1915. SCHULTZ (1942) vermeldt geen van deze vormen voor Liberia, alhoewel één dezer soorten nabij Monrovia voorkomt, zodat de specimens misschien tussen andere soorten vermomd zitten. In hetzelfde jaar beschreef PELLEGRIN (1942) een groot specimen van T.heudelotii uit Portugees Guinea als T.multifasciata var. macrostoma, en identificeerde daarbij enkele andere gelijkaardige specimens gewoon als T.multifasciata.

Vanaf omstreeks 1935-40 wordt de lagunen-vorm T.melanotheron uit Nigeria als aquarium-vis naar Europa en Amerika uitgevoerd, vooral onder de naam T.macrocephala (= MLT) en de meeste studies over het gedrag van deze soort werden onder deze naam gepubliceerd (zie ARONSON, en bibliografie). TREWAVAS & IRVINE (1947) zijn echter van mening dat deze en de ghanese kustvorm slechts een lokale vorm zijn van T.heudelotii en gebruiken deze laatste naam voor het ganse soorten-komplex hier besproken.

Even later werd de naam T.heudelotii door DAGET (1948) eerst bij vergissing gebruikt voor die soort en specimens uit de Midden-Niger welke later door dezelfde auteur als T.monodi (= T.aurea) zouden beschreven worden (zie DAGET, 1954). In 1951 signaleerde DAGET daarna de echte T.heudelotii als zeer gewoon in Senegal, en in 1962 vermeldde hij deze soort ook uit de kustzone van Beneden-Guinea. Daarbij vermeldde hij de kustvorm uit Guinea en Senegal als T.heu.heudelotii en de meer oostelijke vorm, dus de Togo-Dahomey-lagunen, als T.heudelotii macrocephala.

Na een onderzoek van de kongolese specimens, en een vergelijking van deze stukken met specimens uit de lagunen van Togo, in feite dus T.melanotheron maar destijds door DAGET gedetermineerd als T.heudelotii macrocephala, waren wij tot de konklusie gekomen (zie THYS, 1964) dat de kongolese vorm eveneens als afzonderlijke subspecies diende erkend te worden, namelijk als T.heudelotii dolloi. Daarbij hadden wij de volgende schematische

klassifikatie, gesteund vooral op het aantal kieuwdoornen, voorgesteld:

- T.h.heudelotii: Senegal-delta (= HEU)
- T.h.macrocephala: Niger-delta en omgeving (= MLT)
- T.h.dolloi: Kongo-monding (= NPI)

Hierbij werd dus impliciet/^{aangenomen} dat het hier om één grote en polymorfe soort ging.

DAGET & ILTIS (1965) nemen nadien ons schema over doch met iets meer gepreciseerde geografische verspreidingen, namelijk
T.h.heudelotii: van Senegal tot Guinea
T.h.macrocephala: van Ivoorkust tot Nigeria
T.h.dolloi: van Gabon tot Kongo.

Beide auteurs stelden bovendien enkele lichte numerieke verschillen vast tussen T.h.heudelotii en T.h.macrocephala, verschillen die wij nadien echter bij onze specimens niet hebben teruggevonden.

Bij onze 1964-studie van de Tilapia uit Kameroen en Gabon (zie THYS, 1966) hadden wij echter vastgesteld 1) dat de specimens uit Kameroen een kleurpatroon vertoonden verschillend van de gabonese specimens, 2) dat de gabonese specimens niet konden gescheiden worden van de kongolese en dat voor deze Kongo-Gabon-vorm eventueel de naam T.nigripinnis diende gebruikt, en 3) dat het aantal kieuwdoornen geen goede scheiding toeliet van deze verschillende vormen. Om al deze redenen hadden wij terug de naam T.heudelotii gebruikt, als verzamel-naam voor deze specimens uit Kameroen (= T.melanotheron) en uit Gabon (= T.nigripinnis).

Tijdens onze 1966 West-Afrika expeditie tenslotte konden wij deze brakwater-soorten verder observeren langsheen de senegalese kust, en vanaf Midden-Ivoorkust tot de Nigeriaanse grens in Dahomey. Onze gegevens tijdens deze veldstudie verkregen, samen met de resultaten van het verdere en vroegere museum-onderzoek hebben ons tenslotte ertoe gebracht in deze groep drie allopatrische soorten te beschouwen met de kenmerken en met de geografische verspreiding zoals hiervoor aangegeven en zoals hierna nog zal worden bediscussieerd.

- Tilapia heudelotii werd door ons levend geobserveerd in de Senegal-monding, in de Gambia-monding en in het Casamanka-gebied. De hoge rug, het grote preorbitaalbeen en de witte onderlip die

sterk uitkomt bij deze eerder effen grijze vis, zijn konstant over heel dit gebied. Het type-specimen van T.multifasciata var. macrostoma uit Portugees Guinea beantwoord eveneens volledig aan deze vorm en kleur van de typische T.heudelotii uit de Senegal-monding, en deze soort komt dus ook verder zuidwaarts voor wat de vermelding uit Beneden-Guinea door DAGET (1962) volledig aanvaardbaar maakt. Verder oostwaarts, dwz. voor de kustgebieden van Sierra Leone en Liberia, ontbreken ons echter verdere gegevens.

In enkele kleine zoutmeren ten noorden van Dakar en in enkele geïsoleerde zoetwatermoerassen of waterputten nabij Dakar troffen wij echter specimens aan die van de typische lagunen-vorm afweken door een reeks kenmerken en kleurenverschillen: lichaam langwerpiger; kleur bleker en geler, zwarte vertikale strepen op de flanken, meerder donkere vlekken aan de basis der weke rugvin, enz. Deze afwijkende vorm werd aangetroffen in het Retba-meer (5-7 % zoutgehalte), in zoetwaterholen nabij Dakar (0-0,3 % zoutgehalte) doch ook in het landuiteinde van de La Sine-zeearm nabij Kaolack, waar de ekologische omstandigheden deze van het Retba-meer benaderen (3,5-5 % zoutgehalte, geen oever-vegetatie). Daaruit hebben wij de hypothese afgeleid dat deze verlengde vorm niet een genetisch maar wel een ekologisch verschijnsel is en slechts optreedt wanneer bij T.heudelotii de normale milieu-factoren (waarschijnlijk: zoutgehalte 0,5-3,5 ‰; temperaturen 18-30 ° C; oevervegetatie aanwezig) te zeer gewijzigd worden. Toch dient vermeld dat specimens uit het Sangalkam-moeras in de aquaria te Dakar (Universiteit) hun vorm en kleur behielden, waarbij echter deze vissen in zoetwateraquaria bewaard worden en er geen kweekproeven werden ondernomen. Mocht echter toch blijken dat een genetisch verschil aanwezig is dan zou deze vorm best als T.heud.rangii aangeduid worden. Het type-specimen van T.rangii is inderdaad langwerpig van vorm en werd waarschijnlijk in de omgeving van Dakar gevangen. Hiervoor verwijzen wij echter naar onze meer uitvoerige studie van dit type-probleem (zie THYS, 1968). Tijdens ons laatste bezoek aan Londen tenslotte toonde Dr. TREWAVAS ons enkele specimens uit Sierra Leone welke sprekend op deze verlengde T.heudelotii van nabij Dakar geleken. Omtrent de ekologische herkomst van deze Sierra Leone-vissen was

echter niets bekend, zodat wij hier een duidelijk antwoord schuldig blijven, evenals trouwens betreffende de morfologie van de liberiaanse kust-populaties.

- Tilapia melanotheron werd door ons levend geobserveerd in lagunen van Midden-Ivoorkust, Ghana, Togo en Dahomey, waarbij opviel hoe konstant het kleupatroon van deze soort in al die gebieden wel bleef. Jammer genoeg konden wij deze soort niet bestuderen in Nigeria, doch hiervoor zijn voldoende bibliografische gegevens bekend waaruit blijkt dat de morfologie en het kleurpatroon ook daar ongewijzigd blijven. Bovendien kwam een specimen uit Kameroen (zie THYS, 1966) volledig met de westelijke populatie overeen.

Deze soort komt waarschijnlijk niet voor ten westen van de Sassandra-monding, een rotskust-zone waar lagunes ontbreken (zie TRICART "Aspect et problèmes géomorphologiques du littoral occidental de la Côte d'Ivoire"; Bull.I.F.A.N., Tome XIX, ser.A, n° 1, 1957, p 1-20, 16 figs), noch ten zuiden van Kribi (Kameroen) waar eveneens de lagunes doodlopen en een nieuw stuk rotskust zonder lagunes voorkomt tot aan Rio Muni.

De rehabilitatie van de naam melanotheron RUPPELL die door BOULANGER ten onrechte als "nomen nudum" was bestempeld werd door ons elders samen met TREWAVAS meer uitvoerig geargumentteerd (zie TREWAVAS & THYS, 1969).

Specimens van deze soort, waarschijnlijk oorspronkelijk afkomstig uit Lagos, werd^{en} veelvuldig gebruikt voor gedragsstudies, meestal echter werden de resultaten dan gepubliceerd onder T.macrocephala.

- Tilapia nigripinnis werd door ons levend geobserveerd in Libreville en Port-Gentil, en wij konden fotos of vers gefixeerd materiaal onderzoeken voor Bata (Rio Muni), Gabon en de Kongo-monding. Ook bij deze soort, alnoewel zoals beide andere slechts in een smalle kustzone voorkomend, was de konstante morfologie en kleur opvallend en specimens uit Bata lijken identisch met deze uit de Kongo-monding. Het is niet bekend of deze soort ook nog verder zuidwaarts langsheen de angolese kust voorkomt.

De mogelijkheid werd ook nog overwogen dat T.heudelotii, T.melanotheron en T.nigripinnis slechts subspecies van dezelfde soort zouden zijn, en dit werd vooral door TREWAVAS (in litteris) benadrukt. Hiertegen pleit echter dat de morfologieën het kleurpatroon van deze drie soorten over grote afstanden konstant blijven, dat de scheidingsgebieden zeer kort zijn (bv. slechts ± 150 km tussen Kribi en Bata) doch de scheidingen zeer scherp en volledig, en dat geen intermediaire vormen werden vastgesteld. Wij zijn daarom van mening dat het beter is deze drie vormen als afzonderlijke allopatrische soorten te beschouwen.

Tilapia lohbergeri HOLLY, 1930. *Fig. 51, kaart 14.*

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia lohbergeri HOLLY, 1930, p 203.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door HOLLY naar één specimen uit Kameroen, doch verder van onbekende herkomst. TREWAVAS (1962) bracht later een nieuwe en uitvoerige beschrijving met een goede diagnose en kon daarbij bevestigen dat deze soort alleen in het Baronbi-na-Mbu-neer voorkomt.

In 1964 en 1966 hadden wij de gelegenheid deze soort aldaar levend te observeren en er goede reeksen van te formoliseren. Na studie van deze reeksen kunnen wij volgende kenmerken als meest typische vermelden:

- lichaam eerder langwerpig (hoogte 37-42 % St.l.)
- buitentanden slank met lange cylindervormige steeltjes, de kop plots verbreed doch sterk naar binnen gekromd, de snijrand schuin (en dus naar binnen gericht) met een laterale inkeping (= tweepuntige buitentanden); kroon dikwijls afgebroken; soms ook driepuntige buitentanden (vervangingstanden?)
- binnentanden in verschillende rijen; deze van de achterste rijen met drie gelijke punten; deze van de voerste rijen met de middenpunt rond spatelvormig; sterk dominant; licht naar binnen gekromd, en aldus sterk gelijkend op de buitentand; de vornovorgang tussen deze twee types van binnentand is geleidelijk
- kieuwdoornen: 13-18
- keelbeen met lange voorlamella en korte aanliggende apophyzen; tandenzone sterk afgerond lateraal en licht afgerond of zwak puntig vooraan; achterste keeltanden slank en fijn, zonder of met een afgestonte voorpunt
- kleurpatroon: lichaam effen wit-grijs, bleker op de buik; bovenrand rugvin donkerder; een zwarte middenlijn van het operculum naar de staartsteel; bij sommige levende specimens werd opgemerkt dat de buikvinnen, de aarsvin en de onderkant van de staartvin oranje-rood fetint waren.

De soort T.lohbergeri is door het geheel van deze kenmerken zeer duidelijk gekarakteriseerd, vooral door de eigenaardige tandvorm, die duidelijk op een rots-biotoop wijst. Deze soort werd trouwens alleen in het kratermeer Barombi-na-Mbu gevonden.

TREWAVAS (1962) geeft ook meerdere biologische gegevens waaruit blijkt dat bij deze soort zowel het mannetje als het wijfje aan muilbroeden zouden doen. Dit vraagt evenwel bevestiging. TREWAVAS veronderstelt ook op basis van tanden en keelbeenvorm dat T.lohbergeri zou verwant zijn met T.heudelotii (= sensu T.melanotheron-komplex), een stelling die wij na onderzoek van onze grotere reeksen, zeker kunnen bijtreden. Het kleurpatroon van T.lohbergeri wijkt echter sterk af van dit van T.melanotheron en gelijkt meer op dit van T.eisentrauti, een andere soort uit het Barombi-na-Mbu-meer. Hierbij blijken echter factoren zoals mimetisme en parallele evolutie een rol te hebben gespeeld, daar tenminste vier en zelfs vijf van de zes Cichlidae-soorten endemisch in dit meer, een kleurpatroon met een min of meer duidelijke langsstreep vertonen. Een specimen echter (RG 156190; lengte 108 mm) komt volledig met T.lohbergeri overeen doch heeft een keelbeen dat intermediair is tussen deze soort en T.eisentrauti. In dit specimen meet de keeltandenzone 50 % van de lengte van het keelbeen, en de vorm van de tandenzone en van de keeltanden is als bij T.eisentrauti, d.w.z. tanden niet dicht op elkaar en achterste keeltanden stevig en duidelijk tweepuntig. De buitentanden zijn echter met de typische gekromde kroon zoals bij T.lohbergeri. Waarschijnlijk gaat het hier om een hybride specimen van beide soorten.

Tilapia linnellii LONNBERG, 1903. *Fig. 52, kaart 14.*

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen.

Tilapia (Gephyrochromis) linnellii LONNBERG, 1903, p 42

Tilapia caroli HOLLY, 1930, p 204.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door LONNBERG naar acht volwassen specimen groter dan 180 mm en afkomstig uit het Barombi-na-Mbu-meer. LONNBERG vond alleen konische kaaktanden bij zijn type-specimen en om deze reden bespreekt hij de moeilijkheden omtrent de generieke klassering van deze soort, welke hij nochtans korrekt in het genus Tilapia rangschikte. BOULENGER (1915) nam de beschrijving van LONNBERG gewoon over als een Tilapia en betwijfelde zelfs dat de konische buitentanden een konstant kenmerk zouden zijn. HOLLY (1930) beschreef later T. caroli naar twee volwassen specimen uit "Kamerun" welke tweepuntige buitentanden vertoonden, doch niet de nevenpunt bijna afgesleten.

Deze soortnaam werd door TREWAVAS (1962) in de synonymie van T. linnellii gezet, waarbij tevens een goede beschrijving *en beschrijving van deze soort gegeven worden. De beschrijving* door TREWAVAS is gesteund op een 25 tal specimen van zeer jong tot volwassen. Wij hadden de gelegenheid deze soort in 1964 en 1966 levend te observeren in het Barombi-na-Mbu-meer en er een 50 tal specimen van te formoliseren voor verdere studie. Na het onderzoek van deze specimen, van ook andere en oude specimen uit het Berlijn-Museum, en van sommige specimen uit Londen reeds door TREWAVAS bestudeerd, kunnen wij de soort T. linnellii als volgt omschrijven:

- lichaam langgerekt (H: 37-42 % St.l.)
- kop zeer groot, breed en zwaar t.o.v. het lichaam, vooral bij volwassen specimen (Kopl. = 35 tot 46 % St.l.)
- snuit mang, onderkaak zwaar
- buitentanden tweepuntig bij jonge specimen en konisch door afslijting bij volwassen specimen; tweepuntige buitentanden hebben een relatief stevig cilindervormige steel en zijn naar het uiteinde licht verbreed en afgeplat; de nevenpunt is $\pm 1/3$ van de tandbreedte en staat slechts lichtjes van de snijrand verhoogd; grootste breedte ter hoogte van de nevenpunt waar de tanden elkaar raken; de konische tanden bij de volwassen specimen staan lichtjes

uit elkaar en hebben spits toelopende punten waaraan soms nog een bultje als overblijfsel van de nevenpunten te merken is; de overgang van tweepuntige naar konische buitentanden vangt aan bij 165-170 mm totale lengte (\pm 130-135 mm St.1.), iets vroeger bij mannetjes dan bij wijfjes, en boven de 180 mm totale lengte komen praktisch nog alleen konische tanden voor

- binnentanden driepuntig bij jongen, sommige tanden reeds konisch wordend bij specimen langer dan 150 mm, en bijna alle konisch bij specimen langer dan 200 mm
- kieuwdoornen: 15-19
- keelbeen met lange middenlamella, en met korte laterale apophysen die eerder tegen het been aangedrukt zijn; tandenvlak hartvormig doch zeer kort samengedrukt
- achterste keeltanden zeer slank en lichtjes gekromd nabij de punt, met bijna geen spoor meer van een nevenpunt
- kleurpatroon: jongen zilverachtig met zeer duidelijke donkere Tilapia-vlek; volwassen specimen effen grijs-blauw of groen tot geel-grijs, buik grijs-zwart; vinnen effen grijs en zonder donkere Tilapia-vlek.

De soort T.linnellii is de grootste Tilapia-soort uit het Barombi-na-Mbu-meer en de enige Tilapia-soort uit dit meer die groter wordt dan 175 mm. Het is dan ook de enige Tilapia-soort die aldaar kommercieel geëxploiteerd wordt door de inboorlingen, samen met een Barbus en een Clarias. Een poging tot kweken van deze soort in naburige vijvers zou echter falikant uitgelopen zijn, daar geen voortplanting meer werd vastgesteld (pers.inlicht.). TREWAVAS (1962) suggereert dat T.linnellii verwant zou zijn met T.galilaea of met T.schwebischi doch vooral T.heudelotii (sensu T.melanotheron-komplex). De verwantschap tussen T.linnellii en T.melanotheron kunnen wij op grond van de algemene morfologische kenmerken tenvolle beamen.

Bij een specimen van 200 mm lang en met konische tanden vonden wij twee bevruchte grote eitjes (5,0-5,5 x 4,5 mm) in de muil; het geslacht van dit specimen kon niet nauwkeurig bepaald worden. Volwassen specimen van T.linnellii vertonen een typische onregelmatige wafeltekening op tong en verhemelte en dit bij beide geslachten; dit staat misschien in verband met het muilbroeden.

Tilapia nvogoi THYS, 1965. Fig. 53, kaart 14.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia nvogoi THYS, 1965, p 382.

Bespreking.

Deze soort werd door ons beschreven naar specimens uit de Nyong-rivier te Akonolinga, en daarbij werd het vermoeden uitgesproken dat de specimens uit de Dja-rivier een licht afwijkende populatie zouden vormen. Een uitvoerige discussie hiervan en van deze soort werd door ons gegeven in onze voorgaande publikaties (THYS, 1965 en 1966). Geen nieuwe gegevens zijn sindsdien bekend geworden. In de verzamelingen van het Museum d'Histoire Naturelle te Parijs vonden wij echter nog één specimen (N° 29-104) uit de Nyong-rivier te Akonolinga dat voordien door PELLEGRIN als T.heudelotii was gedetermineerd. PELLEGRIN vermeldt dit specimen trouwens onder deze naam in sommige van zijn publikaties (PELLEGRIN, 1929, p 360 en p 452) en deze citaties en dit specimen zijn dus toe te voegen aan de synonymielijst en de stuklijst door ons reeds eerder (THYS, 1966) gepubliceerd.

Door zijn verlengde algemene vorm, de kleine snuit, het grote preorbitaalbeen en door meerdere andere morfologische of numerieke kenmerken lijkt T.nvogoi ons het meest verwant met de T.melanotheron-groep.

Tilapia galilaea (ARTEDI, 1757).

Figs 54-55-56, kaart 15.

Oorspronkelijke beschrijving en nominale synoniemen (ook
(ook subspecies synoniemen inbegrepen).

Sparus galilaeus ARTEDI in: HASSELQUIST, 1757, p 343

Sparus galilaeus ARTEDI in LINNAEUS, 1758, p 282

Tilapia pleuromelas DUMERIL, 1859, p 253

Tilapia lateralis DUMERIL, 1859, p 253

Tilapia macrocentra DUMERIL, 1859, p 256

? Chromis g ntheri STEINDACHNER, 1864, p 228

Chromis tiberiadis LORTET, 1883, p 135

Chromis microstomus LORTET, 1883, p 139

Chromis multifasciata GUNTHER, 1902, p 333

Tilapia boulengeri PELLEGRIN, 1903, p 121

Tilapia borkuana PELLEGRIN, 1919, p 150.

Bespreking.

De soortnaam galilaeus werd beschreven door ARTEDI in HASSELQUIST (1757) naar specimens uit het Genesareth-meer. Een korte diagnose met auteursvermelding werd overgenomen door LINNAEUS (1758) waardoor ARTEDI's beschrijving en auteurschap gevalideerd worden. Alhoewel de enig andere in de "Systema naturae" vermeldde Tilapia-soort, nl T. nilotica, aldaar als Labrus vermeld staat, bracht GUNTHER (1862) beide vormen samen onder de naam Chromis (= sensu Tilapia). Later zou BOULENGER (1899) beide soorten in het genus Tilapia onderbrengen.

De soort T. galilaea waarvan de typische vorm dus in het Tiberias-meer voorkomt, werd nadien ook teruggevonden in de Nijl, en daarna geleidelijk aan ook over gans West-Afrika. Verscheidene andere namen werden dan ook beschreven (zie hierboven). Na een uitvoerig onderzoek van bibliografische gegevens, van museum-specimens, van onze veld-gegevens en onze verzamelingen, beschouwen wij T. galilaea echter als   n grote en polymorfe soort die aan volgende kenmerken kan herkend worden:

- lichaam tamelijk hoog: (hoogte normaal 45 % St.l., meestal 45-55 %: in uitzonderlijke omstandigheden soms lager), en zijdelings samengedrukt
- muil tamelijk klein, nooit tot aan het oog reikend
- buitentanden tweepuntig, zeer slank en geleidelijk verbredend

- naar de punt toe; zeer talrijk in aantal
- kieuwdoornen: 18-28; normaal 22-26, bij langwerpige vormen soms 18-24
 - keelbeen met lange voorlamella, en zeer korte apophysen, bijna volledig tegen het been aangedrongen (zodat achterste punt van been meestal bij de middellijn is gelegen); tandenvlak hartvormig met zijlobben sterk afgerond en voorpunt eveneens afgerond; keeltanden zeer fijn en zeer dicht, een soort vilten bedekking vormend; achterste helft van tandenvlak duidelijk donkerder dan voorste helft; achterste keeltanden als een dun steeltje, bijna draadvormig
 - kleurpatroon: meestal tamelijk effen gekleurd zonder bril-lante kleuren; jongen zilverig met enkele dunne onbeduidende verticale donkere strepen op de flanken, vinnen effen grijs doch met de bovenrand van de rugvin licht roze-rood getint; volwassen specimens bijna effen grijs of groen-grijs ook op de vinnen, met buik wit en met verticale strepen meestal verwenen; bij sommige bospopulaties van T.galilaea hebben de jongen de zwarte verticale strepen op de flanken meer uitgesproken, en de bovenrand van de rugvin zwart, en deze zwarte tinten blijven beter bewaard bij volwassen specimens; de Borkou-populatie van T.galilaea heeft bovendien zwarte vlekken op de kop.

Alhoewel dus tamelijk variabel blijkt de kleine muil, het zijdelings samengedrukte lichaam, de slanke buitentanden, het hoge aantal kieuwdoornen, en de vorm van het keelbeen en het keeltandenvlak voldoende konstant opdat alle populaties tot éénzelfde soort zouden gerekend worden. Binnen deze soort bestaat er wel een tamelijke belangrijke en geografisch gekorreleerde morfologische variatie, welke verder zal besproken worden.

Verscheidene soortnamen vallen binnen de nominale synonymie van T.galilaea en hieraan wensen wij eerst een korte bespreking te wijden.

De namen T.pleuromelas, T.lateralis en T.macrocentra werden door DUMÉRIEL (1859) beschreven in éénzelfde artikel, naar drie specimens uit Senegal. Deze drie namen werden door STEINDACHNER (1870) in de synonymie van Chromis niloticus (= sensu Sarotherodon) gezet, door BOULENGER (1899) terug als goede soorten aanzien (met T.lateralis echter in de synonymie van T.pleuromelas),

en alle drie door PELLEGRIN (1904) in de synonymie van T.galilaea geplaatst, wat door BOULENGER (1915) in zijn "Catalogue" werd overgenomen en aldus bestendigd. SCHULTZ (1942) is echter de enige auteur die opnieuw T.pleuromelas gebruikt voor T.galilaea, echter omdat deze laatste praelinneaanse naam niet geldig zou zijn (doch zie hierover hiervoor). In een recent artikel hebben wij tenslotte het statuut van deze drie namen (pleuromelas, lateralis en macrocentra) meer uitvoerig besproken (zie THYS, 1968). Uit onze studie blijkt dat deze type-specimens waarschijnlijk uit de Senegal-monding komen en alle tot de soort T.galilaea behoren, wat dus de synonymie van PELLEGRIN (1904) bevestigt. De mogelijkheid dat T.pleuromelas als subspecifieke naam voor de West-Afrikaanse savanne-populatie zou toepasselijk zijn zal hierna worden besproken.

De naam Chromis g  ntheri werd beschreven door STEINDACHNER (1864) naar    n specimen uit "West-Afrika", doch deze soortnaam werd door STEINDACHNER (1870) zelf nadien in de synonymie van Chromis niloticus (= sensu Sarotherodon) gezet, en werd nadien altijd als synoniem van T.nilotica beschouwd. Bij onze bespreking van T.^{nilotica}galilaea hebben wij er echter op gewezen dat het type-specimen waarschijnlijk uit de Senegal-monding komt, en volgens zijn numerieke en morfologische kenmerken misschien tot de soort T.galilaea behoort. Daar wij het type-specimen niet konden onderzoeken blijft deze soortnaam echter voorlopig "nomen dubium".

De namen Chromis microstomus en Chromis tiberiadis werden door LORTET (1883) beschreven voor de T.galilaea-populatie van het Genesareth of Tiberias-meer. Door BOULENGER (1899) werden deze beide namen in de synonymie van T.galilaea gezet. Wij hadden de gelegenheid syntypes van beide soorten te onderzoeken in de musea te Parijs, Kopenhagen en Frankfurt a.M., en kunnen slechts de mening van BOULENGER (1899) bevestigen.

Al deze reeds besproken synonymies zijn ook vermeld in de "Catalogue" van BOULENGER (1915). Het verdient echter enige aandacht dat in dit werk T.galilaea alleen uit de Sahel-zone gemeld wordt, en er nog geen specimens uit het guinese kustgebied of uit het evenaarswoud vermeld worden onder deze naam.

In 1902 beschreef GUNTHER echter een reeks specimens uit het Bosumtwi-meer in Ghana als Chromis multifasciatus, vorm

welke hij als verwant met C.macrocephalus (sensu T.melanotheron) beschouwde. Deze beschrijving en de vermelding van de vernoemde verwantschap werden door PELLEGRIN (1904) en door BOULENGER (1915) overgenomen, evenwel onder het genus Tilapia. Ook TREWAVAS & IRVINE (1947) vermelden T.multifasciata als afzonderlijke soort, endemisch voor het Bosumtwi-meer, doch als nauw verwant met T.galilaea waarvoor het een lokale vikariërende vorm zou zijn. DAGET (1960) tenslotte suggereert dat T.multifasciata slechts de woudpopulaties zouden zijn van T.galilaea, licht verschillend van de savannevorm welke in West-Afrika als T.pleuromelas zou kunnen betiteld worden. DAGET (1960) vermeldt ook specimens uit de Ivoorkust als T.multifasciata, doch gebruikt deze naam ook voor sommige T.sanagaensis uit het Sanaga-bekken in Kameroen. DAGET & ILTIS (1965) tenslotte bespreken de Ivoorkust specimens als T.galilaea, doch hernemen het schema door DAGET (1960) voorgesteld, namelijk met T.gal.multifasciata voor de woudvormen van de kuststreken nabij de Guinese golf. Na ons veldonderzoek kunnen wij in grote lijnen deze stelling bijtreden, doch zullen dit hierna bespreken.

De soortnaam T.boulengeri werd door PELLEGRIN (1903) voorgesteld voor één specimen uit Ngantchou, op de Kongostroom, stroomopwaarts van de Stanley-Pool. Dit type-specimen is tamelijk ontkleurd en heeft een licht beschadigde staartvin, wat PELLEGRIN ertoe bracht in de soortbeschrijving en op de tekening een asymmetrische staartvin te vermelden. De oorspronkelijke beschrijving werd nadien hernomen door PELLEGRIN (1904) en door BOULENGER (1915). Bij onze eerste studie van de kongolese Tilapia in 1955-56 waren wij tot de konklusie gekomen dat het hier om de Stanley-Pool-vorm van T.galilaea ging, doch dit werd slechts in 1964 gepubliceerd. In 1958 en 1962 werden door POLL en TREWAVAS de soort T.galilaea uit de Stanley-Pool vermeld. In onze publikatie (zie THYS, 1964) wordt het statuut van T.boulengeri meer uitvoerig besproken. Hierbij wordt deze naam als soortsynoniem van T.galilaea beschouwd, doch de populatie uit het bekken van de Stanley-Pool wordt afzonderlijk beschreven, dit om de verschillen met de Ubangi-Uele-populatie aan te tonen.

De soortnaam T.borkuana werd beschreven door PELLEGRIN (1919) voor een reeks specimens uit de Ounianga Serir oasis in het Borkou-gebied. Deze specimens worden door PELLEGRIN beschouwd

Tabel GAL - 1 - Vergelijkende morfologische gegevens voor
verschillende populaties van Tilapia galilaea.

Populatie, meer- of riviergebied.	Lichaamshoogte in % st. l.	Doornen				Dorsaalvinformule						Totalen						Anealvinformule						Schubben in longitudinale lijn 27 28 29 30 31 32 33 34	Kieuwdoornen	Interorbitaal breedte in % kopl.												
		XIV	XV	XVI	XVII	Zachte stralen						Totalen						Zachte stralen																				
						10	11	12	13	14	15	25	26	27	28	29	30	8	9	10	11	12	13	14														
Jordan (Trew. 1942)	43,5 - 50,0	-	-	5	(r)	-	-	r	M	r	-	-----M-----						-	-	x	x	-	-	-	-----M-----													
Nile (BOULENGER)	45,2 - 54,1	-	1	8	1	-	-	1	8	1	-	-	-	-	1	8	1	-	-	2	7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13 - 25	
Borkou : THYS	34,1 - 43,6	1	5	4	-	-	-	7	3	-	-	-	-	4	6	-	-	-	2	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21(22)25	26,3-31,7	
DAGET (1959)	38,5 - 40,0	-	x	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19 - 21			
L. Albert (+ Ubangi-Uele) (THYS, 1964)	47,3 - 53,7	-	7	17	1	-	-	14	11	-	-	-	-	1	18	6	-	-	1	18	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20(22)25	31,1-40,5		
Tchad																																						
- THYS	47,8 - 51,2	-	-	10	-	-	-	4	6	-	-	-	-	4	6	-	-	-	9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22(25-26)27	32,0-38,4		
- BLACHE (1965)	45,4 - 55,6	-	1	24	-	-	1	7	16	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	17	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22 - 26			
Niger Sup.																																						
- THYS (juv.)	44 - 47,4	-	4	6	-	-	-	-	7	3	-	-	-	-	2	7	1	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17 - 23			
- DAGET (1954)	45,4 - 55,6	-	7	48	-	-	-	3	38	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11	44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23 - 26			
Haut Sénégal (DAGET 1961)		1	31	73	-	-	-	7	53	44	1	-	-	-	-	-	-	-	-	27	76	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37,7-41,-			
Delta Senegal (+ types of Dumeril)	47,1 - 55,5	-	9	29	-	-	1	2	27	7	1	-	-	1	5	29	3	-	-	1	31	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20 (24) 27			
Gambia	52,4 - 58,8	-	1	6	-	-	-	3	4	-	-	-	-	4	3	-	-	-	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24(24) - 26	37, - 41		
Hte Casamance	45,0 - 56,7	-	6	11	-	-	1	7	8	1	-	-	-	4	8	6	-	-	1	4	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21 (23) 25	33,3-41,2		
Kayanga (Rio Geba)	46,7 - 51,6	-	3	7	-	-	-	3	6	1	-	-	-	5	5	-	-	-	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21 25			
Hte Volta (ROMAN, 1966)	40,0 - 55,7	-	2	20	-	-	1	11	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20 - 26	38,5 - 42		
Volta	47,0 - 56,5	-	-	17	-	-	-	6	11	-	-	-	-	6	11	-	-	-	1	4	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22 - (23) 25			
Togo - Dahomey	43,8 - 48,1	-	-	11	-	-	-	8	3	-	-	-	-	8	11	-	-	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21 (22) - 24	35,3 - 38,3		
L. Bosumtwi THYS (°)	29 - 42,8	-	27	6	-	-	1	10	21	1	-	-	-	5	28	1	-	-	10	17	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19 - 22 - 23	25,8 - 35,5		
TREWAVAS		-	x						x	x	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18 - 23			
Côte d'Ivoire																																						
- THYS (Bamoro)	39,5 - 43,1	-	12	8	-	-	6	11	3	-	-	-	3	10	6	1	-	-	8	11	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21-23-24	31,3 - 37,-		
DAGET & ILTIS (1965)	42,5-49,0	x	x	x	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21 - 26			
Barombi-Kotto																																						
-THYS	42,5-48,7	-	1	2	-	-	2	1	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21 - 23	35,5 - 38,5		
TREWAVAS, 1962	40,5-46,5	-	x	x	-	-	-	x	x	-	-	-	-	4	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20 - 24			
Stanley-Pool (includ-type (THYS 1964)	44,5-50,9	-	3	11	1	4	8	3	-	-	-	1	3	10	1	-	-	-	11	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21-22-23-24	38,2 - 42,3		
?Sierra Leone (DAGET 1951)	43,5-48	-	x	x	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20 - 25			
?Liberia (SCHULTZ 1942)		-	x	x	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22 - 24			

(°) - sommige T. galilaea (L. Bosumtwi) : Lichaamshoogte : 46,8-47,4% st.l.; D: XV-13; A: III, 8-10; sq. 11. 29.
- sommige T. galilaea (Tano-River) : Lichaamshoogte : 45,8 % st. l.; D : XV-13; A. III, 10 (11); sq. 11. 29-30.

als een populatie verwant met doch afwijkend van T.galilaea door de lichaamsverhouding, vroege geslachtsrijpheid en de zwarte kop. Het zwart worden van de kop bij specimens groter dan 50-80 mm wordt ook beschreven door FOWLER (1949) voor specimens uit de Fada-oasis. DAGET (1959) vermeldt tenslotte alle specimens uit het Borkou- en Ennedi-gebied als T.borkuana. Deze vorm is volgens onze gegevens ontegensprekelijk zeer nauw verwant met, en zeer afwijkend van T.galilaea. Het taxonomisch statuut dient echter in het geheel van het T.galilaea-komplex besproken.

Wij hadden de gelegenheid een hele reeks populaties van T.galilaea te onderzoeken waaronder vele levend in West-Afrika, en vele andere in musea. Hieruit bleek een tamelijk grote geografische variabiliteit, waarvan de voornaamste gegevens echter zonder de kleuren, in tabel GAL-1 zijn samengebracht.

De studie van deze tabel en van onze verdere gegevens toont duidelijk aan dat:

- de vorm borkuana wel de meest afwijkende van alle galilaea-vormen is. Deze vorm is gekarakteriseerd door volgende combinatie van kenmerken:
 - langwerpig lichaam (H: 34-43 % St.1.)
 - zwarte vertikale tekening op flanken duidelijk uitkomend
 - kop zwart; deze zwarte kleur begint reeds duidelijk bij specimens van 50 mm lengte, en de kop is bijna volledig zwart bij specimens langer dan 80 mm (figs 55-56)
 - interorbitaalbreedte klein (Int.= 26-32 % Kopl. tegen meestal groter dan 33 %; slechts bij Bosumtwi-populatie vindt men ook de waarden 25-35 % terug)
 - kieuwdoornen: 19-21
 - keelbeen zeer fijn, slank en dun van vorm.

Deze kenmerken zouden in een alleenstaand geval zeker een afzonderlijke soortstatus kunnen verantwoorden. Maar deze belangrijke morfologische kenmerken worden ook teruggeveonden bij de Bosumtwi-populatie, en lijken dus eerder onder extreme ekologische omstandigheden tot stand te komen, daar ook het Bosumtwi-meer aan sterke uitdroging is onderhevig geweest (zie RATTRAY, 1923 en WHITE, 1937). Slechts de zwarte kleur van de kop en het eerder fijne keelbeen kunnen dus als bijzondere kenmerken worden

ingeroepen en wij denken daarom dat het beter is de vorm borkuana slechts als een subspecies van T.galilaea te beschouwen. Zoals verder zal blijken is deze subspecies T.gal.borkuana op grond van zijn schubbenaantal meest met de nilotische vorm verwant.

Wat de overige populaties van T.galilaea betreft dient hier herhaald dat DAGET (1960) en DAGET & ILLIS (1965) een verschil zien tussen de west-afrikaanse woudvorm en savannevorm doch betwijfelen of deze laatste wel identiek is met de topotypische populaties uit de Jordaan, en dat wij van onze kant (zie THYS, 1964) hadden aangetoond dat de Stanley-Pool populatie verschillend is van de Ubangi-Uele-Albert-populatie.

Deze verschillende opinies worden grotendeels door de studie van de tabel GAL-1 bevestigd, want hierin zien we dat de Jordaan + Nijl-populaties een groter aantal schubben hebben in de longitudinale lijn 30-33 (modus 31-32) tegen 28-32 (modus 29-30) voor de west-afrikaanse vorm, en tegen slechts 27-31 (modus 29) voor de Stanley-Pool vorm. Deze Stanley-Pool-vorm heeft bovendien een zeer laag aantal zachte rugstralen nl 10-12 (modus 11) tegen 11-14 (modus 12-13) in de andere populaties. Bovendien verschilt in West-Afrika ook de woudvorm uit het Bosumtwi-meer en uit Midden-Ivoorkust van de savannevorm uit Senegal-Niger-Tchaad door een langwerpiger lichaam, een kleiner aantal rugdoornen en zachte anaalstralen, en door een donkerder en meer gevlekt kleurpatroon. Wij kunnen dus duidelijk vier grote vormgroepen onderscheiden voor dewelke volgende namen kunnen worden toegepast (zie kaart 15):

T.gal.galilaea: Jordaan, Nijl, meren Rodolf en Albert
(syn: tiberiadis, microstomus)

T.gal.pleuromelas: Savanne-stromen als Tchaad, Benue, Niger, Senegal en Volta
(syn: lateralis, macrocentra, güntheri)

T.gal.multifasciata: Woudgebieden van Ivoorkust (rivieren Sassandra en Bandama) en van Ghana (rivier Tano en Bosumtwi-meer)

T.gal.boulengeri: Stanley-Pool en omgeving (oude Stanley-Pool-bekken)

De voornaamste kenmerken van deze vier groepen van populaties en van T.gal.borkuana werden samengevat in tabel GAL-2.

T-bel GAL - 2

Morfologische Vergelijking v n enkele subspecies van Tilapia galilaea.

Kenmerken	<u>T. gal. borkuana</u>	<u>T. gal. galilaea</u>	<u>T. gal. pleuromelas</u>	<u>T. gal. multifasciatus</u>	<u>T. gal. boulengeri</u>
Lichaamshoogte in % st. l.	34 - 43	43 - 55	40 - 56	Bosumtwi (29) (X) - 46 Ivoorkust : 39-49	44 - 51
Interorbit. br. in % Kopl. (XX)	26 - 32	31 - 40	32 - 43	Bosumtwi: 25 - 36 Ivoorkust : 31-38	38 - 43
Schubben in long.lijn (XXX)	30 - 32 (modus 31)	30 - 33 (modus 31)	28 - 32 (modus 30)	28 - 32 (modus 30)	27 - 31 (modus 29)
Rugvin - doornen	XIV - XVI (modus XV)	XV - XVII (modus XVI)	XV - XVI (modus XVI)	XIV - XVI (modus XV)	XV - XVII (modus XVII)
- zachte stralen	11 - 13 (modus 12)	12 - 14 (modus 13)	11 - 15 (modus 13)	11 - 14 (modus 12-13)	10 - 12 modus 11)
- totalen	27 - 28	28 - 30 (modus 29)	27 - 30 (modus 29)	26 - 29 (modus 27-28)	25 - 28 (modus 27)
Analvin (zachte stralen)	9 - <u>10</u>	10 - <u>11</u> - 12	9-10- <u>11</u> -12	8- <u>9</u> - <u>10</u> -11	9 - 10
Kieuwdoornen	19 - 25	18 - 25	17 - 27	18 - 24	21 - 24
Kleurenpatroon -Juv.					
- bovenrand rugvin	? (donker)	roze-rood	roze-rood	zwart	? (donker)
-Ad.					
- flanken	met zwarte vlekken	bijna effen	bijna effen	met zwarte vlekken of lijnen	bijna effen
- kop	zwart	bleek	bleek	bleek	bleek
Schubbenbedekking van staartvin	vliezig	matig beschubd	matig beschubd	vliezig tot matig beschubd	temelijk dicht beschubd

(X) Verscheidene zeer lange specimens waren klaarblijkelijk in ziekelijke toestand.

(XX) Kleine specimens meestal met kleinere waarden, wat soms een verschil tussen de volwassenen kan verbergen.

(XXX) Vooral gesteund op onze cijfers dat er een verschil in telmethode mogelijk blijkt.

In deze tabel zijn volgende populaties niet opgenomen:

- de Barombi-Kotto-vorm welke qua vorm en aantal eerder bij T.gal.multifasciata aanleunt, dus bij de woudvorm, wat ekologisch en geografisch normaal lijkt
- de Togo-Dahomey populaties welke qua kleur en numerieke kenmerken bij T.gal.pleuromelas aanleunen doch een meer langwerpige vorm hebben zoals T.gal.multifasciata uit het woud
- de Sierra Leone en Liberia specimens welke wij niet persoonlijk konden onderzoeken; deze specimens zouden qua numerieke kenmerken inderdaad tot T.galilaea kunnen behoren, doch op basis van de zoogeografische verspreiding durven wij dit ten zeerste betwijfelen.

Verder dient tenslotte hieraan nog toegevoegd dat wij deze klassering met vijf subspecies als voorlopig beschouwen, dwz als de meest logische welke wij uit ons onderzoek konden afleiden; doch in de overtuiging dat onze huidige gegevens, vooral de kleurgegevens, nog te beperkt zijn om een beter begrip van de bij T.galilaea voorkomende infraspecifieke populaties en hun onderlinge verwantschap mogelijk te maken. Daar de morfologische verschillen of overgangen tussen deze populaties meestal zwak zijn of geleidelijk, kunnen wij deze vormen thans ten hoogste als subspecies beschouwen.

De soort T.galilaea is waarschijnlijk de meest plankton-filtrerende soort van alle Tilapia. Deze soort is bovendien van eerder slome levensaard en lijkt daarom eerder ongeschikt voor de visteelt. Alleen in ondiep, zeer warm en zeer planktonrijk water kan deze soort talrijk voorkomen om bij minder gunstige omstandigheden dadelijk zeldzaam te worden.

De vorm T.gal.galilaea werd in Israël gekweekt en vandaar ook naar Zuid-Afrika uitgevoerd. Specimens uit het Albert-meer werden in Uganda en misschien ook in Kenya en Tanzanië gekweekt, echter zonder goede resultaten.

De vorm T.gal.pleuromelas uit de west afrikaanse ^dsvannen werd in Opper-Volta gekweekt en vandaar naar Bouaké (Ivoorkust) uitgevoerd. Ook in Noord Ghana en in Uele (Noord Kongo) werden lokale rassen gekweekt. Deze vorm werd ook ingevoerd te Yaoundé (Kameroen) afkomstig van Fort Lamy. Nergens blijken bemoedigende

resultaten bekomen.

De vorm T.gal.multifasciata werd lokaal getest in Bouaké (Ivoorkust) zonder schitterende resultaten. De identiteit van deze lokale populatie met de topotypische T.gal.multifasciata uit het Bosumtwi-meer is bovendien twijfelachtig. In het eigenlijke woudgebied is deze soort trouwens zeldzaam, en wij kennen deze vorm slechts uit de Bandama-rivier, het Bosumtwi-meer, het Barombi-Kotto-meer, enkele specimens uit de Mungo-rivier, en één specimen uit de Tano-rivier.

Bij T.galilaea zijn de eitjes meestal tamelijk groot, dwz tot 2 x 3 mm, licht kleverig gedurende korte tijd na het afleggen, en zowel mannetje als wijfje kunnen helpen bij het muilbroeden.

Tilapia occidentalis DAGET, 1962.

Fig. 54, kaart 15.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia occidentalis DAGET, 1962, p 161.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door DAGET naar een achttal kleine specimens uit Gaoual op de Boven-Tominé. DAGET en ook TREWAVAS (in litteris) vergelijken T. occidentalis met T. galilaea en T. multifasciata. Van T. galilaea zou deze soort verschillen door een langer lichaam, en een korte borstvin, en van T. multifasciata door een hoger aantal kieuwdoornen, meer rugdoornen en een ander keelbeen. De beschrijving door DAGET (1962) vermeldt geen kleuren van de levende specimens.

Tijdens onze 1966 expeditie in Senegal konden wij een goede reeks volwassen specimens van deze soort inzamelen in het bovengedeelte van het Casamance-estuarium. Deze vielen vooral op door hun intense goudgele kleur, soms tot geel-groen bij jongere specimens. Na verder onderzoek van deze reeksen en van de type-specimens in Parijs kunnen wij T. occidentalis als volgt typeren:

- lichaam meestal langgerekt, alhoewel soms hoge specimens worden gevonden; H: 39-52 % St.l.; (deze soort komt in de Boven-Casamance voor samen met T. heudelotii en is steeds veel langwerpiger dan deze laatste soort)
- snuit rond, kopprofiel licht gebogen; muil eerder klein
- staartvin vliezig en met achterrand uitgerond
- buitentanden tweepuntig, slank en fijn, geleidelijk verbredend naar de kroon toe; licht hekromd nabij de kroon; snijrand licht schuin; nevenpunt zeker $1/3$ van de tandbreedte
- keelbeen met lange voorlamella en korte laterale apophysen welke echter duidelijk achteruit steken; tandenvlak hartvormig doch breed en zonder duidelijke inkeping achteraan; achterste keeltanden zeer slank en fijn, met de punt lichtjes voorover gekromd
- kieuwdoornen: 24-28 (modus 27)
- kleurpatroon: lichaam helgeel soms groen-geel, kop meer groen-geel, buik wit; op de flanken boven de borstvin enkele

rode stippen op het midden van de schubben; vinnen effen geel-grijs, met slechts enkele onduidelijke heldere vlekken.

Vooral de langgerekte vorm, het hoge aantal kieuwdoornen en de gele kleur zijn typisch voor T.occidentalis.

T.occidentalis werd door ons alleen waargenomen in het bovengedeelte van het Casamance-estuarium daar waar het zoutgehalte niet te hoog lag. In Marsassoum (zoutgehalte ± 1 %; mangrove goed ontwikkeld) maakte deze soort 1-5 % van de totale vangsten uit, maar onregelmatig verdeeld daar bijna 0 % bij de juveniele specimenen en ± 20 % bij de volwassen specimenen. In Goudomp (zoutgehalte $\pm 1,5$ %; mangrove goed ontwikkeld) vonden wij slechts 2 specimenen tenidden van grote reeksen T.heudelotii, terwijl in Sedhiou (zoutgehalte $\pm 0,5$ % of minder; geen mangrove maar rietvegetatie en Pistia vlottend) T.occidentalis tot 20 % van de totale Tilapia-vangsten (met ook T.guineensis en T.heudelotii) uitmaakte.

De soort T.occidentalis komt echter niet voor in de Opper-Casamance waar een zuiver rivierbiotoop heerst, en evenmin in de Opper-Kayanga. DAGET (1962) vermeldt deze soort echter uit Gacual, dwz het uiteinde van de brede Corubal-rivier, doch vóór de bovenloop van deze rivier, en te Dubreka nabij de kust, zonder echter verdere ekologische aanwijzingen. T.occidentalis is dus dus waarschijnlijk ingesloten in het beneden gebied van de rivieren vanaf Casamance tot aan de Fouta-Djalou uitloper, en meer speciaal tussen de bovenlopen met een duidelijk rivier-facies en het zoutwater (meer dan 1-1,5 %) in het mondingsgebied. Verscheidene populaties zitten aldus hier en daar geïsoleerd, en dit wijst duidelijk op een relict verspreiding. De soort T.occidentalis kende vroeger, dwz waarschijnlijk tijdens het vorige pluviaal wanneer de oceaan lager en de kuststrook dus veel breder was, klaarblijkelijk een grotere verspreiding. Over het eventuele voorkomen van deze soort in de kustgebieden van Sierra Leone en Liberia is niets bekend.

T.occidentalis lijkt meest verwant met T.galilaea, zoals duidelijk blijkt uit het hoge aantal kieuwdoornen, de vorm van het keelbeen met de aanliggende laterale apophysen, en de zeer slanke keeltanden.

Tilapia sanagaensis THYS, 1966.

Fig. 58, kaart 15.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia sanagaensis THYS, 1966, p 14.

Bespreking.

Deze soort werd door ons als nieuwe soort beschreven in onze studie van de kameroenese en gabonese Tilapia (zie THYS, 1966). Samen met deze beschrijving werd ook een diskussie gegeven en een lijst van onderzochte stukken. Sinds 1966 zijn ons voor deze soort geen nieuwe gegevens bekend geworden. Wel hadden wij ondertussen de gelegenheid de vorm T. multifasciata, waartoe DAGET en TREWAVAS deze Sanaga-Tilapia eerst hadden gerekend (zie THYS, 1966), beter te kunnen bestuderen. Zoals reeds eerder medegedeeld verschilt T. sanagaensis van deze en andere vormen van T. galilaea vooral door zijn kleur, doch vertoont ook een hoger aantal rugdoornen en anaalstralen dan bij T. galilaea multifasciata. Onze nieuwe gegevens betreffende deze laatste populatie kunnen dus alleen bevestigen dat T. sanagaensis duidelijk een afzonderlijke soort is.

Als typische kenmerken voor T. sanagaensis zouden wij kunnen vermelden:

- alle kenmerken van de Sarotherodon-groep, o.a. fijne buitertanden, meer dan 20 kieuwdoornen, keelbeen met lange voorlamella
- lichaam tamelijk hoog (H: 47-54 % St.l.)
- snuit puntig, profiel schuin doch rechtlijnig hellend, muil klein
- buitertanden tweepuntig, fijn, geleidelijk verbredend naar de kroon toe
- keelbeen met lange voorlamella; de laterale apophysen tegen het been aangedrongen doch nog duidelijk onafhankelijk en verder achteraan reikend dan het been zelf; tandenvlak hartvormig; achterste keeltanden zeer fijn, en dicht op elkaar
- kleurpatroon: algemene kleur grijs-blauw tot purper-grijs, bleker op de buik, en met 4-6 onduidelijke en dunne verticale dwarsbanden; vinnen grijs-blauw; rugvin met een dubbele rij heldere vlekken tussen de doornen; zacht rugvin-

gedeelte en staartvin met vele + gelijknde ronde vlekken
- oog tamelijk groot.

De soort T.sanagaensis hoort qua algemene vorm en qua keelbeen zeker bij de T.galilaea-groep, doch kan hiervan door de gevlekte rug- en staartvin direkt onderscheiden worden. Voordien waren specimens van T.sanagaensis ook reeds als T.galilaea, T.neudelotii, T.multifasciata of T.schwebischi gedetermineerd, doch deze vergissingen werden door ons reeds eerder (zie synonymie-lijst in THYS, 1966) rechtgezet.

T.sanagaensis werd voor de visteelt beproefd in Kameroen (zie BARD, 1960 - DAGET, 1960) doch blijkbaar zonder goede resultaten.

Tilapia steinbachi TREWAVAS, 1962.

Fig. 59, kaart 15.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia steinbachi TREWAVAS, 1962, p 178.

Bespreking.

Deze soort werd slechts in 1962 beschreven door TREWAVAS naar twee subadulte specimens uit het Larombi-ma-Mbu-meer. Dezelfde soort werd echter reeds veel eerder geobserveerd in dit meer daar wij in de verzamelingen van het Berlijn-Museum verscheidene volwassen specimens aantreffen welke reeds in 1890 door Dr. PREUSS waren opgestuurd. Wij hebben ook zelf in 1964 en 1966 deze soort in de natuur kunnen observeren en specimens voor studie geformaliseerd. Na de studie van alle museum-specimens en van onze veldnotities kunnen wij de stelling van TREWAVAS, nl dat het hier gaat om een afzonderlijke soort doch die nauw verwant is met T. galilaea, ten volle bijtreden.

De soort T. steinbachi kan gekarakteriseerd door volgende kenmerken:

- een algemene gelijkenis met T. galilaea doch langwerpiger (H= 35-44 St.1.), en ook staartsteel langer
- staartvin vliezig en met rechte of afgeronde achterrand
- meer rugdoornen en minder zachte rugstralen dan bij T. galilaea nl XVI-XVII, 9-10-11-12 tegen meestal max. XVI en minimum 11
- minder stralen in de anaalvin, nl III, 8-9 tegen III, 9 of meer
- geen verticale strepen of vlekken op de flanken, zelfs niet bij de jongen
- kleurpatroon bij volwassen specimens effen grijs, iets donkerder op de rug, bleker op de buik en soms met een onduidelijke donkere middenlijn, vooral bij de gepreserveerde specimens; geen Tilapia-vlek
- buitentanden tweepuntig, zeer slank, geleidelijk verbredend naar de kroon toe
- keelbeen met lange voorlamella, en zeer korte laterale apophysen welke bijna gedeeltelijk met het keelbeen versmolten zijn; tanden-vlak bijna cirkelvormig en praktisch zonder inkeping achteraan; keeltanden zeer slank en fijn,

achteraan iets dichter op elkaar en met de tippen iets donkerder dan in de voorste helft.

Vooraf het keelbeen van deze soort is uiterst typisch, zoals door TRELLAVAS (1962) reeds werd beklemtoond. Dit is trouwens het meest absolute determinatie-kenmerk.

Zoals kan verwacht worden ingevolge de vorm van het keelbeen is deze soort uitgesproken mikrofaag. Het darmkanaal is zeer lang (tot 8 x totale lengte) en de darminhoud bestaat uit zeer fijne organische detritus. Deze eigenschap laat trouwens een eenvoudige en vlugge determinatie "te velde" toe. Wij hebben namelijk vastgesteld dat deze soort 5 tot 15 minuten na de vangst reeds duidelijk rottingsverschijnselen in de buik vertoonde, zodat vele specimens een zwarte laterale vlek vertonen. Dit was een eenvoudig kenmerk om specimens, ons door de lokale vissers aangebracht vlug te determineren zonder dat het keelbeen diende nagekeken, alhoewel deze soort uiterlijk wel wat op T.lohbergeri en T.linnellii lijkt. Zoals bij alle sterk mikrofaag soorten is het peritoneum ook hier zeer zwart.

Omtrent de broedgewoonten van deze soort was nog niets gekend. Doch bij een wijfje van 139,5 mm totale lengte vonden wij \pm 20 geëmbryoneerde eitjes van 4,5 x 3,5 mm in de mond, en een ander wijfje van 156 mm totale lengte had vier pootvisjes van 15,0-15,5 mm in de muil. Bij T.steinbachi doet het wijfje dus aan muilbroeden, de eieren zijn tamelijk groot, de jongen worden zeker tot 16 mm en misschien zelfs tot 20-25 mm in de muil beschermd; het aantal jongen bedraagt zeker niet meer dan 20 per broedsel.

Tilapia tournieri DAGET, 1965.

Fig. 60, kaart 15.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia tournieri DAGET, 1965, p 594.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door DAGET (1964, in feite 1965) naar negen specimens uit de Cavally-rivier, waarschijnlijk te Sahibli gevangen. Daarbij vermeldde DAGET dat deze soort een keelbeen heeft zoals bij *T.galilaea*, doch een vertikaal gestreepte staartvin, en minder kieuwdoornen dan deze soort. De beschrijving van *T.tournieri* werd beknopt hernomen door DAGET & ILTIS (1965) en met een tekening van het type-specimen en het keelbeen verlucht. In geen van beide beschrijvingen zijn echter andere dan zwart-wit kleuren vermeld, zodat de kleuren waarschijnlijk slechts bij de dode specimens werden genoteerd.

Bij een veldonderzoek hebben wij tevergeefs getracht specimens van *T.tournieri* te vangen in de Cavally-rivier. Deze tegenslag verplichtte ons nadien een grondige studie van de type-specimens te ondernemen, onderzoek dat wij in de lente 1968 te Parijs en te Tervuren konden uitvoeren. Hierbij dient vermeld dat bij het holotype het keelbeen thans ontbreekt. Na onderzoek dus van de reeks holotype- + paratypes kwamen wij tot volgende vaststellingen:

- de specimens komen in grote lijnen met de beschrijvingen van DAGET en DAGET & ILTIS overeen; wel telden wij 18-20 kieuwdoornen i.p.v. 18-19, doch dit verschil is eerder onbeduidend; de staartvin is echter veel meer onregelmatig gevlekt dan de beschrijvingen en de tekening van DAGET doen uitschijnen; de staartvin is inderdaad niet een vertikaal gestreept, doch heeft onregelmatige afwisselende bleke en donkere vlekken op de membraan tussen de vinstralen, vlekken die soms min of meer op vertikale lijnen kunnen liggen, zonder het regelmatige schema als bij *T.nilotica* te benaderen. Jonge specimens hebben veel minder of geen vlekken op de staartvin, maar de achterkant soms donkerder
- het onderste keelbeen wijkt eerder sterk af van de schematische tekening door DAGET & ILTIS gepubliceerd, en heeft

als voornaamste kenmerk de scherpe verdeling in linker- en rechterhelft van het tandenvlak, door het voorkomen van een smalle doch duidelijke ongetande middenstrook, in het verlengde van de voorlamella.

Het keelbeen is verder gekenmerkt door een lange voorlamella, korte en gedrongen apophysen, door een tandenvlak met sterk afgeronde zijhoeken, een sterke inkeping achteraan in het midden, een ongetande longitudinale middenstrook, en een lange fijne voorpunt die in feite bestaat uit een dubbele rij tanden van elkaar weggericht (zie onze illustratie). Deze zeer typische keelbeenvorm werd ook reeds vastgesteld bij een klein paratype van slechts 75 mm totale lengte.

De soort T.tournieri dient dus als een goede soort beschouwd die duidelijk kan herkend worden aan volgende kenmerken:

- hoog lichaam (hoogte: 45-54 % St.l.)
- kieuwdoornen: 18-20
- keelbeen met lange voorlamella en met duidelijk gesplitst tandenvlak (zie hierboven)
- kleurpatroon met typische onregelmatig gelijnde vlekken op de staartvin
- vinformules: D: XV-XVI, 13-15 en A: III, 10-11.

De soort T.tournieri is waarschijnlijk endemisch voor de Cavally-rivier, en misschien zelfs alleen voor het midden en beneden gedeelte van deze rivier, d.w.z. vanaf Sahibli.

Tilapia EIB **Kaart 15.**

Drie juveniele specimens (totale lengte 35-63,5 mm) door ons ingezameld te Toyebli uit de Cess of Nipoué-rivier, niet ver verwijderd van de Cavally, vertoonden een kleurpatroon dat sterk geleek op dat van de juveniele T.tournieri. Deze drie specimens waren eerder kleurloos (verbleekt) met enkele zeer dunne verticale lijnen op de flanken, de bovenrand van de rugvin donker aangelopen, en de staartvin grijs met enkele onduidelijke vlekken in het midden. Deze visjes die eerst door ons als T.tournieri werden aangezien verschillen van de type-reeks nochtans door volgende kenmerken:

- lichaam langgerekt; hoogte 41-44 % St.l. i.p.v. 45-54 %
- keelbeen met tandenvlak niet gesplitst

- k- kieuwdoornen: nl7-21
- vinformules: D: XV, 10-12 (i.p.v. XV-XVI, 13-15).

Waarschijnlijk gaat het hier om een nog ongekende soort, verwant met *T. tournieri* doch endemisch voor de Cess-rivier.

Ons huidig materiaal laat echter geen goede soortbeschrijving toe zodat wij voorlopig deze specimens met de kodenaan EIB zullen aanduiden, een afkorting voor "liberiensis".

Tilapia caudomarginata BOULENGER, 1916.

Fig. 61, kaart 14.

Oorspronkelijke beschrijving.

Tilapia caudomarginata BOULENGER, 1916, p 327.

Bespreking.

Deze soort werd beschreven door BOULENGER (1916) naar twee kleine (= ? juveniele) specimens uit het Sherbro-gebied in Sierra-Leone. Deze Tilapia heeft een lange puntige snuit, een sterk uitgesneden staartvin die aan de basis met schubben bedekt is, tamelijk veel schubben in longitudinale lijn, en een hoog aantal zachte anaalstralen en een grote en duidelijke Tilapia-vlek. BOULENGER (1916) vermeldde 16 en 18 kieuwdoornen, doch dit werd door TREWAVAS (in DAGET, 1962) verbeterd tot 23 en 25. Deze soort werd later nogmaals vermeld door BOULENGER (1919) in een lijst van vissen uit Sierra Leone.

In 1962 beschreef DAGET veertien kleine specimens uit Gaoual, Boven-Tominé, in Guinea als T. caudomarginata. Deze specimens vertonen in grote lijn dezelfde kenmerken als de Sierra Leone type-specimens, doch met een kleiner aantal schubben (lat.1. 31-32 tegen 33-35), een langer lichaam (H: 33-38 % St.l. tegen \pm 43 %), en een langere snuit, en een kleiner oog (Diam. 25-27 % Kopl. tegen 28-30 %). DAGET en TREWAVAS beschouwen deze specimens als jongen wat de afwijkende gegevens zou verklaren.

Wij hadden de gelegenheid al deze specimens vlug te onderzoeken, en kunnen bevestigen dat alle specimens aan de respectievelijke beschrijvingen beantwoorden. Op grond van zoogeografische argumenten konden wij echter moeilijk de identiteit van beide populaties aanvaarden, daar Gaoual in een zeer warm en zeer uitgesproken savanne-gebied is gelegen, terwijl het Sherbro-gebied in het west-afrikaanse regenwoud is gelegen. Bovendien mag men niet goedschiks de genoteerde verschillen als juveniele kenmerken beschouwen daar het grootste specimen uit Gaoual 56 mm meet, en de types uit Sierra Leone maximum 78 mm, wat er eerder op wijst dat beide populaties juveniele vormen zouden kunnen zijn. De specimens uit Gaoual leken ons echter te klein, en bovendien tamelijk ontkleurd, om voor een nauwkeurig onderzoek te dienen.

Een verder onderzoek werd daarom voorlopig uitgesteld, en de Gaoual-populatie dient voorlopig als een afwijkende vorm beschouwd. Ondertussen is TREWAVAS (in litteris) tot dezelfde konklusie gekomen, zodat misschien eerlang een nieuwe soortnaam voor de Gaoual-vorm dient voorgesteld. In onze Tilapia-kode werd deze vorm voorlopig als TOM aangeduid, naar de Tominé-rivier en dus als afkorting voor "tominensis". (Kaart 14).